

Ernst Mayr

**Die Entwicklung der
biologischen
Gedanken-
welt**

Vielfalt,
Evolution und Vererbung



Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York Tokyo

Donat Agosti

X.84

Zürich

Die Entwicklung
der biologischen
Gedankenwelt

von Ernst Haeckel

Leipzig
Verlag von G. Fischer



Ernst Mayr

Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt

Vielfalt, Evolution und Vererbung

Übersetzt von
K. de Sousa Ferreira

Springer-Verlag
Berlin Heidelberg New York Tokyo 1984

Professor Dr. ERNST MAYR
Museum of Comparative Zoology
Harvard University, Cambridge, MA 02138/USA

Übersetzer:

KARIN DE SOUSA FERREIRA
Rua Nova da Piedade 64, 1º D
1200 Lissabon, Portugal

Titel der englischen Originalausgabe:
Ernst Mayr, The Growth of Biological Thought
©1982 by The Belknap Press of
Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts; London, England

ISBN 3-540-13259-7 Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York Tokyo
ISBN 0-387-13259-7 Springer-Verlag New York Heidelberg Berlin Tokyo

CIP-Kurztitelaufnahme der Deutschen Bibliothek

Mayr, Ernst:

Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt :

Vielfalt, Evolution u. Vererbung/Ernst Mayr.

Übers. von Karin de Sousa Ferreira. – Berlin ;

Heidelberg ; New York ; Tokyo : Springer, 1984.

Einheitssacht.: The growth of biological thought (dt.)

ISBN 3-540-13259-7 (Berlin ...)

ISBN 0-387-13259-7 (New York ...)

Das Werk ist urheberrechtlich geschützt. Die dadurch begründeten Rechte, insbesondere die der Übersetzung, des Nachdrucks, der Entnahme von Abbildungen, der Funksendung, der Wiedergabe auf photomechanischem oder ähnlichem Wege und der Speicherung in Datenverarbeitungsanlagen bleiben, auch bei nur auszugsweiser Verwertung, vorbehalten.

Die Vergütungsansprüche des § 54, Abs. 2 UrhG werden durch die ,Verwertungsgesellschaft Wort' München, wahrgenommen.

© by Springer-Verlag Berlin Heidelberg 1984.

Printed in Germany.

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in diesem Werk berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinne der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Satz, Druck- und Bindearbeiten: Druckerei Appl, Wemding
2131/3130-543210

Für Gretel

Geleitwort

Meinen akademischen Lehrer RICHARD HESSE (1868–1944) faszinierte als Studenten die Abstammungslehre. Sie stand zu seiner Zeit im Mittelpunkt des wissenschaftlichen Interesses und war – weit über die Biologie hinaus – Gegenstand zuweilen heftiger öffentlicher Diskussionen. Sie befruchtete alle Gebiete der Natur- und Geisteswissenschaften. HESSE wurde Zoologe; von ihm stammen die grundlegenden Beiträge zur Evolution der Lichtsinnesorgane. Er war aber nicht nur Spezialist auf diesem Gebiet: Er kannte die gesamte zoologische Literatur, seine Kenntnisse von Tieren und Pflanzen waren erstaunlich; er war Tiergeograph und Ökologe. Diesem vielseitigen Lehrer verdanke ich das Interesse für das gesamte Gebiet der Biologie. Daher mein Mut, die Übersetzung des vorliegenden Werkes durchzusehen, als ich vom Springer-Verlag (Herrn Dr. DIETER CZESCHLIK) gefragt wurde, ob ich bereit sei, die Übersetzung des Werkes stilistisch zu überprüfen. Es kam noch anderes dazu: Zoologisches Universitätsinstitut und Museum waren in Berlin in einem Gebäude vereint. Das forderte geradezu einen regen Gedankenaustausch aller Mitarbeiter heraus. Noch als Student lernte ich Professor ERWIN STRESEMANN, den Lehrer von ERNST MAYR und diesen selbst kennen. Die Freundschaft überstand den Krieg und die Trennung: STRESEMANN blieb in Berlin, ERNST MAYR ging in die USA, ich wurde 1946 Assistent bei dem Entwicklungsphysiologen KARL HENKE in Göttingen und erhielt 1952 einen Ruf nach Würzburg. Zum Studium von ERNST MAYRS Arbeiten war ich gezwungen, weil von 1952 bis in die 70er Jahre – wie allgemein üblich – die einführende Vorlesung über „Allgemeine Zoologie“ von mir allein gelesen wurde, obwohl der Gegenstand meiner eigenen Forschung nur einen kleinen Ausschnitt daraus darstellte. Eine einführende „Grundvorlesung“, auf viele Spezialisten verteilt, gleicht einer Landschaft mit kleinen Gipfeln, und niemand – weder der Vortragende noch der Student – kommt leicht von einem Gipfel zum anderen. Freilich erfordert es Mühe, viel Mühe, den höchsten Gipfel zu ersteigen, um sich und anderen eine wirkliche Übersicht zu verschaffen. Gerade das ist in diesem Werk gelungen. Die in diesem Buch beschworene Einheit der Biologie und ihrer Wissenschaftstheorie und ihrer Auswirkungen auf die Philosophie muß erreicht und dem Studenten vermittelt werden. Wir müssen wieder lernen, vor Bäumen nicht nur den Wald, sondern die ganze Landschaft zu sehen. Forschung erfordert Spezialisten, Lehre verlangt mehr. Es genügt nicht, mit dem Lift auf seinen eigenen Berg zu fahren; man muß sich und den Studenten schon die beschwerliche Mühe machen, zu Fuß, wenn auch schnaufend auf den höchsten

Gipfel zu steigen, um den Weg zur Spitze den Hörern zu zeigen und schließlich von oben die Landschaft zu überblicken. So hat ein Sinnesphysiologe physikalischer Richtung das vorliegende Buch im deutschen Manuskript redigiert, ohne an Tenor und Aussagen etwas zu ändern, auch da nicht, wo er anderer Meinung ist. Ungenauigkeiten in der Übersetzung der Fachtermini gehen auf mein Konto. Originalität soll man nicht nivellieren, gerade dann nicht, wenn sie zu Widerspruch und Diskussion Anlaß gibt. Aus allen diesen Gründen gehört das Buch in die Hand eines jeden Biologen, der mehr sein will als nur ein Spezialist.

München, im Mai 1984

HANSJOCHEM AUTRUM

Vorwort zur deutschen Ausgabe

Es ist mir eine besondere Freude, daß mein englisches Werk jetzt auch dem deutschen Leser zugänglich wird, zumal dieser Band teilweise der deutschen Gedankenwelt entsprungen ist; meine ganze akademische Ausbildung habe ich in Deutschland erlebt. Die deutsche Ausgabe verdanke ich der Großzügigkeit des Verlages Springer, im besonderen dem persönlichen Interesse von Herrn Dr. KONRAD F. SPRINGER. Ich verdanke sie der Bereitwilligkeit von Frau KARIN DE SOUSA FERREIRA (Lissabon), die Riesenaufgabe zu übernehmen, 892 Seiten des englischen Textes zu übersetzen, obwohl sie nicht Biologin ist. Ganz besonders bin ich meinem Freund HANSJOCHEM AUTRUM (München) dafür dankbar, daß er das deutsche Manuskript Zeile für Zeile sorgfältig durcharbeitete, für alle Fachausdrücke das beste deutsche Wort suchte und mit feinem Sprachgefühl den Text so fließend gestaltete, wie es die Materie zuläßt. Ihnen allen bin ich zu tiefstem Dank verpflichtet.

Einer der Gründe, dieses Werk deutschen Lesern zu unterbreiten, ist: Es beschäftigt sich mit Problemen der Ideengeschichte, die seit hundert Jahren in der deutschen Gedankenwelt eine wichtige Rolle gespielt haben. Ich hoffe, daß diese meine Synthese mit der englisch-amerikanischen Einstellung zu diesen Problemen, sowie die von mir neu eingeführten Gedanken zu einer erneuten Betrachtung auch in der deutschen Literatur führen werden. Vor allem hoffe ich, daß Philosophen es unternehmen, sich mit Problemen vertraut zu machen, die außerhalb des Gedankenkreises von KANT, HEGEL, HARTMANN, HUSSERL und HEIDEGGER liegen. Die unselige Kluft, die heutzutage zwischen Naturwissenschaft, vor allem Biologie, und Philosophie zu existieren scheint, kann nur überbrückt werden, wenn beide Lager sich mit der Gedankenwelt des anderen Lagers vertraut machen.

Mai 1984

ERNST MAYR

Vorwort der englischen Ausgabe

Große Teile der modernen Biologie, insbesondere die Kontroversen zwischen den verschiedenen Denkschulen, sind ohne eine Kenntnis des geschichtlichen Hintergrundes der Probleme nicht völlig zu verstehen. Immer, wenn ich dies meinen Studenten klarzumachen versuchte, fragten sie mich, in welchen Büchern sie über diese Dinge nachlesen könnten. Und ich mußte zu meiner Bestürzung zugeben, daß keines der auf dem Markt erhältlichen Werke diesem Bedürfnis entsprach. Gewiß gibt es eine Menge Schrifttum über das Leben von Biologen und ihre Entdeckungen, aber diese Schriften sind durchweg unzureichend, sobald man eine Geschichte der Konzepte und Ideen der Biologie sucht. Gewiß sind einige Geschichten einzelner Disziplinen, wie etwa der Genetik oder der Physiologie, auch Ideengeschichten. Aber für die Biologie als Ganzes gibt es nichts. Diese Lücke in der Literatur zu füllen, ist das Ziel dieses Buches. Dieser Band ist keine Geschichte der Biologie – das muß hervorgehoben werden – und nicht in der Absicht geschrieben worden, bestehende Geschichtswerke der Biologie, etwa das von NORDENSKIÖLD, zu ersetzen. Der Ton liegt auf dem Hintergrund und der Entwicklung der Ideen, die die moderne Biologie beherrschen. Mit anderen Worten, es ist eine entwicklungsgeschichtliche, keine deskriptive Darstellung. Eine solche Behandlung rechtfertigt, ja erfordert geradezu die Vernachlässigung mancher vorübergehender Entwicklungen in der Biologie, die keinen Einfluß auf die weitere Ideengeschichte hatten.

Als ich zum ersten Mal den Plan faßte, eine Ideengeschichte der Biologie zu schreiben, schien mir das Ziel unendlich fern. Die ersten Jahre (1970–1975) waren dem Lesen, Notizensammeln und der Vorbereitung des ersten Entwurfs gewidmet. Bald wurde deutlich, daß das Gebiet für einen einzigen Band zu weit war, und ich entschloß mich, zuerst einen Band über die Biologie „letzter“ (evolutionärer) Ursachen vorzubereiten. Doch selbst dieses begrenzte Ziel ist ein hoffnungslos umfangreiches Unterfangen. Wenn ich überhaupt erfolgreich gewesen bin, dann nur, weil ich auf den meisten in diesem Band behandelten Gebieten selbst intensiv geforscht habe. Hier kannte ich also die Probleme und die meiste Literatur. Ich hoffe, die Biologie der „unmittelbaren“ (funktionalen) Ursachen in einem späteren Band zu behandeln, der die Physiologie in allen ihren Aspekten, die Entwicklungsbiologie und die Neurobiologie umfassen soll. Wenn eine biologische Disziplin, wie etwa die Genetik, sowohl mit letzten als auch mit unmittelbaren Ursachen zu tun hat, so werden in diesem Band nur die letzten Ursachen behandelt. Zwei Bereiche der Biologie hätten (wenigstens zum Teil) in diesen Band aufgenommen werden können, wurden

es jedoch nicht: die Begriffsgeschichte der Ökologie und die der Verhaltensbiologie (insbesondere der Ethologie). Zum Glück ist diese Unterlassung nicht allzu schmerzlich, da gegenwärtig andere Autoren Werke über die Geschichte der Ökologie und Ethologie schreiben.

Der Berufshistoriker wird aus den Kapiteln 1 und 3 wahrscheinlich nicht viel lernen, ja er wird sie vermutlich als etwas amateurhaft empfinden. Ich habe diese zwei Kapitel zum Nutzen der Nichthistoriker eingefügt, da ich glaube, daß sie ihnen helfen werden, den rein wissenschaftlichen Entwicklungen der anderen Kapitel mit einem tieferen Verständnis zu folgen.

Einer ganzen Reihe von Personen und Institutionen bin ich zu größtem Dank verpflichtet. PETER ASHLOCK, F. J. AYALA, JOHN BEATTY, WALTER BOCK, ROBERT BRANDON, ARTHUR CAIN, FRED CHURCHILL, BILL COLEMAN, LINDLEY DARDEN, MAX DELBRÜCK, MICHAEL GHISELIN, JOHN GREENE, CARL GUSTAV HEMPEL, SANDRA HERBERT, JON HODGE, DAVID HULL, DAVID LAYZER, E. B. LEWIS, ROBERT MERTON, J. A. MOORE, RON MUNSON, EDWARD REED, PHILLIP SLOAN, FRANK SULLOWAY, MARY WILLIAMS und andere haben Rohfassungen verschiedener Kapitel gelesen, auf Irrtümer und Auslassungen aufmerksam gemacht und zahlreiche konstruktive Vorschläge vorgebracht. Ich bin ihrem Rat nicht immer gefolgt und für verbliebene Fehler und Unzulänglichkeiten allein verantwortlich. P. AX, MURIEL BLAISDELL und B. WERNER habe ich für nützliche faktische Information zu danken.

GILLIAN BROWN, CHERYL BURGDORF, SALLY LOTH, AGNES I. MARTIN, MAUREEN SEPKOSKI und CHARLOTTE WARD haben unzählige Fassungen des Manuskripts getippt und bei der Bibliographie geholfen. WALTER BORAWSKI tippte nicht nur vorläufige Versionen, sondern auch die gesamte endgültige Fassung des Manuskripts und der Bibliographie und bereitete außerdem das Manuskript für das Sachverzeichnis vor. RANDY BIRD half bei der Vervollständigung der Verweise. SUSAN WALLACE redigierte das gesamte Manuskript und merzte dabei zahlreiche Ungereimtheiten, Redundanzen und stilistisch nicht sehr glückliche Wendungen aus. Sie alle trugen wesentlich zur Qualität des endgültigen Werkes bei. Es versteht sich von selbst, daß meine Dankesschuld ihnen gegenüber groß ist.

Das Museum of Comparative Zoology hat mir durch das Entgegenkommen seines Direktors, Professor A. W. CROMPTON, Büroraum, Sekretariatshilfe und Bibliothekseinrichtungen auch noch nach meiner Emeritierung zur Verfügung gestellt. Forschungsaufenthalte am Institute for Advanced Study (Princeton, Frühjahr 1970), an der Bibliothek des Max-Planck-Instituts für Biologie (Tübingen, 1970), ein Seniorstipendium der Alexander von Humboldt-Stiftung (Würzburg, 1977), ein Stipendium der Rockefeller Foundation (Villa Serbelloni, Bellagio, 1977) sowie ein Zuschuß (Nr. GS 32176) seitens der National Science Foundation haben meine Arbeit in hohem Maße gefördert.

In allen Fällen, in denen keine Sekretariatshilfe zur Verfügung stand, hat sich meine Frau der Arbeit angenommen, Diktate übertragen, Literatur exzerpiert und auf vielerlei Weise zum Manuskript beigetragen. Ihr Beitrag an diesem Band ist unschätzbar und übersteigt jeden Dank.

Inhaltsverzeichnis

1 Einführung: Wie schreibt man eine Geschichte der Biologie?	1
Subjektivität und Voreingenommenheit	8
Fallstricke und Schwierigkeiten	13
Warum befassen wir uns mit der Geschichte der Biologie?	16
2 Begriffsstruktur und Stellung der Biologie in der Naturwissenschaft	18
Das Wesen der Wissenschaft	18
Neue Fakten oder neue Ideen?	20
Die Methode in der Wissenschaft	21
Die Stellung der Biologie innerhalb der Naturwissenschaft	27
Wie und warum ist die Biologie verschieden?	30
Besondere Merkmale der lebenden Organismen	42
Reduktion und Biologie	49
Emergenz	52
Die Begriffsstruktur der Biologie	56
Historische Darstellungen und die Evolutionsbiologie	59
Eine neue Philosophie der Biologie	61
Die Biologie und das Denken des Menschen	63
Biologie und menschliche Wertmaßstäbe	65
3 Das wechselnde geistige Milieu der Biologie	69
Vorzeit und Antike	70
Aristoteles	73
Das christliche Weltbild	76
Die Renaissance	78
Descartes	80
Die Entdeckung der Vielfalt	82
Naturtheologie	85

Leben und Fortpflanzung	87
Die Biologie in der Zeit der Aufklärung	88
Paris von Buffon bis zu Cuvier	88
Der Aufstieg der Wissenschaft vom 17. bis zum 19. Jahrhundert	90
Das Wesen der wissenschaftlichen Veröffentlichung	91
Trennende Entwicklungen im 19. Jahrhundert	92
Die Physiologie reift heran	93
Der Darwinismus	95
Die Biologie im 20. Jahrhundert	98
Ethologie und Ökologie	98
Das Entstehen der Molekularbiologie	100
Hauptperioden in der Geschichte der Biologie	102
Biologie und Philosophie	104
Biologie heute	107

Teil I: Vielfalt des Lebens

Die Entdeckung des Ausmaßes der Vielfalt	110
Die Systematik, die Wissenschaft der Vielfalt	114
4 Makrotaxonomie, die Wissenschaft der Klassifikation	119
Aristoteles	121
Die Klassifikation der Pflanzen in der Antike und zur Zeit der	
Verfasser der Kräuterbücher	125
Die Klassifikation bei den Verfassern der Kräuterbücher	126
Abwärtsklassifikation mittels logischer Zweiteilung	128
Die vor-linnaeischen Zoologen	134
Carl Linnaeus	138
Linnaeus und die höheren Kategorien	140
Die Gattung	141
Das linnaeische Sexualsystem	143
Buffon	144
Ein Neubeginn in der Tierklassifikation	146
Cuvier und die Korrelation von Merkmalen	147
Lamarck	148
Taxonomische Merkmale	149
Polythetische Taxa	152

Aufwärtsklassifikation durch empirische Gruppierung	153
Adanson und die Verwendung multipler Merkmale	156
Die Übergangsperiode (1758–1859)	157
Die Suche nach einem natürlichen System	159
Hierarchische Klassifikationen	165
Die Realität der höheren Kategorien und Taxa	166
5 Gruppieren nach gemeinsamer Abstammung	168
Der Niedergang der makrotaxonomischen Forschung	175
Die Notwendigkeit einer neuen Methodik	177
Die numerische Phänetik	178
Die Kladistik	182
Kladistische Analyse	183
Kladistische Klassifikation	184
Die traditionelle oder evolutionäre Methodik	187
Neue taxonomische Merkmale	189
Die Erkenntnistheorie der Klassifikation	191
Erleichterung der Informationswiedergewinnung	192
Gegenwärtige Situation und Zukunft der Systematik	195
Das Studium der organischen Vielfalt	197
6 Mikrotaxonomie, die Wissenschaft von den Arten	202
Frühere Artkonzepte	204
Der essentialistische Artbegriff	206
Linnaeus	207
Buffon	209
Der nominalistische Artbegriff	212
Darwins Artbegriff	213
Das Entstehen des biologischen Artbegriffs	217
Die Eigenschaften der biologischen Art	219
Die neue Systematik	221
Die Gültigkeit des biologischen Artbegriffs	224
Die Anwendung des biologischen Artbegriffs auf multidimensionale Arttaxa	229
Variation in der Raum-Dimension	230
Variation in der Zeitdimension	235
Die Bedeutung der Art in der Biologie	237

Teil II: Evolution

7 Entstehungsgeschichten ohne Evolution	240
Platon	242
Aristoteles	243
Der Einfluß des Christentums	245
Das Entstehen des Evolutionsdenkens	247
Die Rolle der Kosmologie	249
Die Rolle der Geologie	251
Die Rolle der Naturgeschichte	253
Weitere Entwicklungen in der Biologie	256
Die französische Aufklärung	256
Die Ideen Fortschritt und Evolution	258
Maupertuis	261
Buffon	262
Diderot	268
Entwicklungen in anderen Teilen Europas	269
Linnaeus	271
Das Erbe der Vor-Lamarckschen Epoche	272
8 Evolution vor Darwin	273
Lamarck	273
Lamarcks neues Paradigma	275
Ausgestorbene Arten	276
War Lamarck der erste konsequente Evolutionist?	280
Lamarcks Mechanismen des evolutiven Wandels	281
Der Unterschied zwischen den Theorien Lamarcks und Darwins	285
Lamarck im Rückblick	286
Von Lamarck zu Darwin	287
Frankreich	288
Cuvier	289
England	295
Progressionismus	298
Lyell und der Uniformitarianismus	299
Chambers' <i>Vestiges of the Natural History of Creation</i>	304
Spencer	307
Deutschland	308
Unger	311
Die Windstille vor Darwin	312

9 Charles Darwin	314
Darwin und die Evolution	319
Die Entwicklung von Darwins Begriffswelt	320
Der Ursprung neuer Arten	321
Darwin wird Evolutionist	325
Geographische Speziation	328
Alfred Russel Wallace	333
Darwins Zaudern	335
Die Veröffentlichung von Darwins <i>Über die Entstehung der Arten</i>	338
 10 Darwins Beweismaterial für Evolution und gemeinsame Abstammung	340
Das Beweismaterial für die Evolution des Lebens	341
Die Unvollständigkeit des Fossilienmaterials	341
Beweismaterial zugunsten der gemeinsamen Abstammung	347
Gemeinsame Abstammung und das natürliche System	348
Gemeinsame Abstammung und Muster geographischer Verbreitung	350
Die Morphologie als Beweis für Evolution und gemeinsame Abstammung	364
Die Embryologie als Beweis für Evolution und gemeinsame Abstammung	375
 11 Die Ursache der Evolution: natürliche Auslese	382
Die Logik der Theorie der natürlichen Auslese	384
Die Hauptkomponenten der Theorie der natürlichen Auslese	385
Fruchtbarkeit	386
Der Kampf ums Dasein und das Gleichgewicht der Natur	386
Künstliche Zuchtwahl	389
Populationsdenken und die Rolle des Individuums	390
Die Entstehung der Idee der natürlichen Auslese	391
Darwins Dankesschuld an Malthus	393
A. R. Wallace und die natürliche Auslese	395
Vorläufer der natürlichen Auslese	399
Die Wirkung der Darwinschen Revolution	401
Darwins fünf Theorien	404
Der Widerstand gegen die natürliche Auslese	409

Gründe für die Heftigkeit des Widerstandes gegen die Auslese . .	412
Alternative Evolutionstheorien	421
Evolutionäre Progression, Regelmäßigkeiten und Gesetze	426
12 Vielfalt und Synthese des Evolutionsdenkens	430
Neo-Darwinismus	431
Die immer größer werdende Spaltung unter den Evolutionisten . . .	433
Allmähliche Evolution oder Saltationen?	436
Fortschritte in der Evolutionsgenetik	442
Chetverikov	446
Fortschritte in der Evolutionssystematik	449
Speziation	451
Die Synthese der Evolutionsbiologie	454
Die Architekten der synthetischen Theorie der Evolution	455
13 Die Entwicklung nach der Synthese der Evolutionsbiologie	459
Populationsgenetik	461
Molekularbiologie	461
DNA-Sorten	464
Die Entstehung des Lebens	467
Natürliche Auslese	470
Ungelöste Fragen der natürlichen Auslese	475
Artbildungsmodi	483
Makroevolution	488
Die Evolution des Menschen	499
Eugenik	501
Ungelöste Probleme in der Evolutionsbiologie	502
Die Evolution im modernen Denken	503

Teil III: Variation und ihre Vererbung

14	Frühe Theorien und Züchtungsversuche	507
	Vererbungstheorien im Altertum	508
	Neuanfänge	511
	Mendels Vorläufer	513
	Die Arthybridenzüchter	514
	Die Pflanzenzüchter	520
15	Die Keimzellen, Träger der Vererbung	523
	Die Schwann-Schleiden'sche Zelltheorie	525
	Die Bedeutung von Sexualität und Befruchtung	528
	Das Wesen der Befruchtung	529
	Der Befruchtungsprozeß	531
	Die Rolle des Zellkerns	533
	Die materielle Grundlage von Variation und Vererbung	535
	Vorläufer des Genkonzepts	536
	Die Chromosomen und ihre Rolle	539
	Mitose	540
	Vom Zellkern zu den Chromosomen	543
16	Die Natur der Vererbung	545
	Darwin und die Variation	545
	Indirekte oder direkte Vererbung	550
	Darwin und die indirekte Vererbung	552
	Darwins These der Pangenesis	555
	Der Niedergang der Annahme einer indirekten Vererbung	556
	August Weismann	559
	Weismanns Vererbungstheorie	561
	Eine alternative Vererbungstheorie	563
	Die Bedeutung der Sexualität	564
	Hugo de Vries	566
	Genetische Einheiten	567
	Gregor Mendel	568
	Mendels Resultate	571
	Mendels signifikantester Beitrag	576
	Warum Mendels Werk unbeachtet geblieben war	578

17 Die Blütezeit der Mendelschen Genetik	582
Die Wiederentdeckung Mendels	582
Die klassische Periode der Mendelschen Genetik	586
Fortschritte in der Mendelschen Genetik	588
Der Ursprung neuer Variation (Mutation)	591
Das Entstehen der modernen Genetik	596
Die Chromosomen und die Mendelsche Vererbung	596
Die Sutton-Boveri Chromosomentheorie	598
Geschlechtsbestimmung	600
Morgan und das Fliegenzimmer	602
Unabhängige Merkmalskombination und Koppelung	605
Meiose	607
Morgan und die Chromosomentheorie	614
Die Chromosomenforschung	618
18 Gentheorien	620
Mischvererbung (Blending Inheritance)	621
Der Unterschied zwischen Phänotyp und Genotyp	623
Konkurrierende Vererbungstheorien	625
Die Mendelsche Erklärung der kontinuierlichen Variation	630
Das Ende der indirekten Vererbung	632
Unsicherheit über das Wesen des Gens	634
Positionseffekte	636
Experimentelle Mutation und die Natur des Gens	639
Verschiedene Genkonzepte	643
19 Die chemische Basis der Vererbung	645
Die Natur des Keimplasmas	649
Die wechselnden Geschicke der Nukleinsäuretheorie der Vererbung	651
Die Entdeckung der Doppelhelix	655
Die Genetik im modernen Denken	659
20 Epilog: Auf dem Wege zu einer Wissenschaft der Wissenschaft	662
Die Wissenschaftler und das wissenschaftliche Klima	663
Forschungsstrategien	665
Die Macht der Ideologien	666
Miteinander unvereinbare Komponenten	667
Verfrüht oder unmodern?	668
Die Form der Veröffentlichung	669

Die Reifung von Theorien und Begriffen	670
Konstruktive Beiträge zur Reifung von Theorien und Begriffen . .	670
Hindernisse für die Reifung von Theorien und Begriffen	673
Die Wissenschaften und das äußere Milieu	678
Vorspiegeln falscher Tatsachen oder echte Einflüsse?	679
Die Einflußquellen	680
Die Rolle des technischen Fortschritts in der wissenschaftlichen Forschung	682
Fortschritt in der Wissenschaft	684
 Anmerkungen	 686
 Glossar (einschließlich Erklärung englischer Fachausdrücke)	 712
 Literaturverzeichnis	 716
 Personen- und Sachverzeichnis	 755

1 Einführung: Wie schreibt man eine Geschichte der Biologie?

Alles, was sich im Laufe der Zeit verändert, hat definitionsgemäß eine Geschichte – das Universum, Länder, Dynastien, Kunst, Philosophie, Ideen. Auch die Wissenschaften sind, seit sie sich aus Mythen und frühen Philosophien entwickelt haben, einer ständigen geschichtlichen Veränderung unterworfen gewesen und somit ein rechtmäßiges Forschungsobjekt für den Historiker. Ihrem Wesen nach ist Wissenschaft ein fortwährendes Problemlösen, ein ununterbrochenes Beantworten von Fragen auf der Suche nach einem Verständnis der Welt, in der wir leben. Daher ist eine Geschichte der Wissenschaften zunächst eine Geschichte der Probleme, mit denen sie sich auseinandergesetzt haben und auseinandersetzen, und eine Geschichte der Lösungen oder Lösungsversuche. Zugleich ist ihre Geschichte auch eine Geschichte der Entwicklung der Prinzipien, die den Vorstellungsrahmen der Wissenschaft bilden. Weil die großen Streitfragen der Vergangenheit häufig bis in die moderne Wissenschaft hineinreichen, lassen sich viele heutige Argumente nicht völlig verstehen, solange man nicht ihre Geschichte kennt.

Geschriebene Geschichte bedarf, wie die Wissenschaft selbst, der ständigen Korrektur. Irrige Interpretationen eines früheren Autors werden schließlich zu Mythen, die ohne zu fragen akzeptiert und von Generation zu Generation weitergegeben werden. Es ist mein besonderes Anliegen gewesen, möglichst viele dieser Mythen aufzuzeigen und auszumerzen – ohne, wie ich hoffe, allzu viele neue geschaffen zu haben. Der wichtigste Grund jedoch, weshalb geschriebene Geschichte ständig überarbeitet werden muß, ist der, daß sie zu jeder gegebenen Zeit jeweils nur den gegenwärtigen Stand des Verständnisses widerspiegelt. Sie hängt zum einen davon ab, wie der Autor den damaligen Zeitgeist der Biologie interpretiert, zum anderen wird die Darstellung auch von seinem eigenen Vorstellungsrahmen und Hintergrund bestimmt. Somit ist das Schreiben von Geschichte zwangsläufig subjektiv und ephemere[1].

Der Vergleich der vorliegenden Werke der wissenschaftsgeschichtlichen Literatur zeigt sofort: die einzelnen Historiker haben sehr unterschiedliche Auffassungen von Wissenschaft und Geschichtsschreibung. Zwar bemühen sich letztlich alle, das Anwachsen der wissenschaftlichen Kenntnisse und die Veränderungen in den erklärenden Begriffen darzustellen, doch haben nicht alle versucht, die sechs Hauptfragen zu beantworten, die jeder stellen muß, der den Fortschritt der Wissenschaft kritisch und umfassend beschreiben will: Wer? Wann? Wo? Was? Wie? und Warum? Je nach der Auswahl, die der Autor unter diesen Fragen trifft, lassen sich die meisten Geschichtswerke, die ich kenne, in die im folgenden genannten Klassen einteilen (vgl. Passmore, 1965: 857–861), obgleich ich zugeben muß, daß in fast allen dieser Werke eine Kombination der verschiedenen Ansätze und Strategien zu finden ist.

Lexikographische Geschichtswerke

Hier handelt es sich um mehr oder weniger beschreibende Werke mit dem Schwergewicht auf den Fragen Was? Wann? und Wo? Was waren die wichtigsten wissenschaftlichen Leistungen zu einem beliebigen Zeitraum in der Vergangenheit? Welches waren die Zentren der Wissenschaft, wo arbeiteten die führenden Forscher, und wie verlagerten sich diese Zentren im Laufe der Zeit? Niemand wird den Wert solcher Geschichtsschreibung bezweifeln. Eine korrekte Darstellung der Fakten ist unerlässlich, denn ein großer Teil der traditionellen Wissenschaftsgeschichte (wie auch ihrer Standardtexte) ist mit Mythen und erfundenen Anekdoten verbrämt. Jedoch eine rein beschreibende Geschichte gibt nur einen Teil des Ganzen wieder.

Chronologische Geschichtswerke

Eine Betrachtung der zeitlichen Abfolge ist für jede Art der Geschichtsschreibung unerlässlich. Tatsächlich kann man die Chronologie sogar zum wichtigsten Organisationskriterium machen; einige Autoren haben dies auch getan. Sie haben zum Beispiel gefragt: Was ist in den Jahren zwischen 1749 und 1789 oder zwischen 1789 und 1830 in der Biologie geschehen? Eine chronologische Geschichtsschreibung gibt uns eine Reihenfolge von Querschnitten durch die Gesamtheit der Entwicklungen in allen Bereichen der Biologie. Es ist eine legitime und aufschlußreiche Methode. Sie weckt ein Empfinden für den Zeitgeist und die Gesamtheit der zeitgenössischen Einflüsse. Mit dieser Methode läßt sich untersuchen, wie sich die Entwicklungen in anderen Bereichen der Wissenschaft auf die Biologie ausgewirkt haben und wie innerhalb der Biologie Fortschritte in der experimentierenden Forschung das Denken der Naturbeobachter beeinflusst haben und umgekehrt. Das Verständnis vieler Probleme in der Entwicklung der Biologie wird durch diese chronologische Betrachtung wesentlich erleichtert. Der Nachteil dieser Methode ist jedoch, daß jedes große wissenschaftliche Problem an zahlreichen Stellen aufgeführt und damit „atomisiert“ wird.

Biographische Geschichtswerke

In diesen Werken wird der Fortschritt der Wissenschaft anhand der Lebensbeschreibungen führender Wissenschaftler porträtiert. Die Methode ist gerechtfertigt, denn die Wissenschaft wird von Personen gemacht und nicht selten ist der Vorstoß einzelner Wissenschaftler wie Newton, Darwin und Mendel eine Art Revolution gewesen. Allerdings ist die Methode mit dem gleichen schwerwiegenden Mangel behaftet wie der rein chronologische Ansatz: sie „atomisiert“ jede große wichtige Frage. Das Artproblem zum Beispiel wird unter Platon, Aristoteles, Cespino sowie Buffon, Linnaeus, Cuvier, Darwin, Weismann, Nägeli, de Vries, Jordan, Morgan, Huxley, Mayr, Simpson usw. behandelt werden müssen; getrennt sind dann dabei alle Erörterungen derselben Frage durch viele Seiten, wenn nicht Kapitel.

Kulturelle und soziologische Geschichtswerke

Das Schwergewicht liegt auf der Feststellung, daß Wissenschaft eine Form menschlicher Betätigung und daher von dem geistigen und institutionellen Milieu ihrer Zeit nicht zu trennen ist. Dieser Blickwinkel ist vor allem für diejenigen faszinierend, die von der allgemeinen Geschichte zur Wissenschaftsgeschichte kommen. Er erlaubt es ihnen, Fragen zu stellen, wie z. B. die, warum die britische Wissenschaft in den Jahren von 1700 bis 1850 so stark experimentell und technisch ausgerichtet war, während die zeitgenössische französische Wissenschaft eher zu Mathematik und Rationalismus neigte. Warum die Wissenschaft in England ein Dreivierteljahrhundert länger von der Naturtheologie beherrscht war als auf dem Kontinent. In welchem Maße Darwins Theorie der natürlichen Auslese ein Kind der industriellen Revolution war.

Auch wenn der Autor einer Geschichte der Biologie sich gegen diesen Ansatz entscheidet, muß er doch die kulturelle und intellektuelle Umwelt eines Wissenschaftlers sorgfältig untersuchen, wenn er die Ursachen für das Entstehen seiner Vorstellungen bestimmen will. Für das vorliegende Buch ist dies von herausragender Bedeutung, da eins der Hauptziele meiner Abhandlung gerade darin besteht, die Gründe für Veränderungen in biologischen Theorien zu finden. Wodurch wurde es einem Forscher möglich, eine Entdeckung zu machen, die seinen Zeitgenossen entgangen war? Aus welchem Grunde lehnte er die herkömmlichen Interpretationen ab und schlug eine neue Erklärung vor? Woher bezog er die Inspiration, mit einem neuen Ansatz an die Dinge heranzugehen? Fragen dieser Art müssen immer wieder gestellt werden.

Die meisten frühen Werke der Wissenschaftsgeschichte, insbesondere jene, die sich mit speziellen wissenschaftlichen Disziplinen befassen, wurden von Wissenschaftlern geschrieben, die auf diesem speziellen Gebiet arbeiteten; für sie stand es außer Frage, daß der intellektuelle Anstoß für die Veränderung in der Wissenschaft von innerhalb dieser Wissenschaft selbst („interne“ Einflüsse) kam. Später, als die Geschichte der Wissenschaft mehr „berufsmäßig“ betrieben wurde und Historiker und Soziologen den Fortschritt des wissenschaftlichen Denkens zu analysieren begannen, neigte man dazu, den Einfluß des allgemeinen geistigen, kulturellen und gesellschaftlichen Milieus der Epoche zu betonen („externe“ Einflüsse). Niemand würde bezweifeln wollen, daß beide Arten von Einflüssen bestehen; über ihre relative Bedeutung, insbesondere für spezifische Entwicklungen, z. B. Darwins Theorie der natürlichen Auslese, gehen die Meinungen jedoch stark auseinander.

Häufig ist es gar nicht leicht, externe und interne Faktoren überhaupt voneinander zu unterscheiden. Die *scala naturae* z. B. war ein philosophisches Konzept, das ohne jeden Zweifel einen Einfluß auf die Ideenbildung bei Lamarck und anderen frühen Evolutionsbiologen ausgeübt hat. Doch Aristoteles hatte diesen Begriff auf der Grundlage der empirischen Beobachtung von Organismen entwickelt. Andererseits gehören allgemein anerkannte Ideologien zu den am wenigsten umstrittenen externen Faktoren. Das christliche Dogma von der Welterschöpfung durch einen allmächtigen Schöpfer und der teleologische Gottesbeweis aus der Naturtheologie haben das biologische Denken jahrhundertlang beherrscht. Eine weitere einflußreiche Ideologie war der Essentialismus (Plato). Interessanterweise erfolgte ihre Verdrängung durch Darwin weitgehend aufgrund der Beobachtungen von Tierzüchtern und Taxonomen – d. h. aufgrund interner Faktoren.

Externe Faktoren haben nicht unbedingt ihren Ursprung in der Religion, in der Philosophie, im kulturellen Leben oder der Politik, sie können – soweit es die Biologie be-

trifft – auch aus einer anderen Wissenschaft stammen. Der extreme Physikalismus (zu dem auch der Determinismus und extreme Reduktionismus gehören), der nach der wissenschaftlichen Revolution im westlichen Denken vorherrschend war, hat die Theorienbildung in der Biologie mehrere Jahrhunderte lang beeinflusst, nicht selten zu ihrem Nachteil, wie wir jetzt erkennen. Die scholastische Logik, um ein weiteres Beispiel zu nennen, hat die taxonomische Methodik von Cesalpino bis Linnaeus beherrscht. Diese Beispiele, denen sich noch viele andere hinzufügen ließen, belegen ohne Zweifel die Bedeutung externer Einflüsse auf die Theorienbildung in der Biologie. Sie werden in den entsprechenden Kapiteln ausführlich analysiert werden.

Es darf nicht übersehen werden, daß externe Faktoren Wissenschaft auf zwei völlig verschiedene Arten beeinflussen: sie können entweder das allgemeine Niveau der wissenschaftlichen Betätigung an einem bestimmten Ort und zu einer bestimmten Zeit beeinflussen – oder aber, sie können sich auf eine spezifische wissenschaftliche Theorie auswirken, diese sogar hervorbringen. Allzu häufig hat man es in der Vergangenheit versäumt, die beiden Aspekte zu unterscheiden, was zu zahllosen Meinungsverschiedenheiten über die relative Bedeutung externer gegenüber internen Faktoren geführt hat.

Der Effekt der Umweltbedingungen bei wissenschaftlicher Betätigung hat manchen gefesselt, seit es eine Geschichte der Wissenschaft gibt. Man hat endlos darüber spekuliert, warum sich die Griechen so stark für wissenschaftliche Fragen interessiert haben und warum es in der Renaissance zu einem Wiederaufleben der Wissenschaft gekommen ist. Wie wirkte sich der Protestantismus auf die Wissenschaft aus (Merton, 1938)? Warum erlebte die Wissenschaft im 19. Jahrhundert eine hohe Blüte in Deutschland? Zuweilen lassen sich wichtige externe Faktoren im einzelnen spezifizieren; das sind (wie Merz 1896–1914 ausführt), die Abschaffung des Latein zugunsten der deutschen Sprache an der Universität Halle im Jahre 1694 sowie die Gründung der Göttinger Universität 1737, an der „Wissenschaft“ eine wichtige Rolle spielte. Institutionelle Veränderungen aller Art, einschließlich der Gründung der Royal Society, politische Ereignisse wie Kriege und der Sputnik, auch technologische Erfordernisse wirken sich stimulierend oder hemmend auf die Intensität wissenschaftlicher Aktivität aus. Doch all dies läßt die höchst umstrittene Frage unbeantwortet, in welchem Ausmaß externe Faktoren *spezifische* wissenschaftliche Theorien gefördert oder verhindert haben.

In letzter Zeit haben vor allem marxistische Historiker die These aufgestellt, daß gesellschaftliche Ideologien die Gedanken eines Wissenschaftlers beeinflussen, und daß die Wissenschaftsgeschichte, wie sie bisher betrieben worden sei, den gesellschaftlichen Kontext völlig vernachlässigt habe. Das Resultat ist ihrer Meinung nach eine „bürgerliche“ Geschichte der Wissenschaft, die ganz anders aussieht, als eine proletarische Geschichte der Wissenschaft aussehen würde. Stattdessen ist, so sagen sie, eine „radikale“ Geschichte notwendig. Diese Forderung geht letztlich auf die Behauptung von Marx zurück, herrschende Ideen und herrschende Klassen seien nicht voneinander zu trennen. Aus diesem Grunde seien bourgeoise und proletarische Wissenschaftsgeschichte zwei völlig verschiedene Dinge.

Die Behauptung, es gäbe eine proletarische Art, Wissenschaftsgeschichte zu schreiben, steht im Widerspruch zu drei Tatsachen: Erstens stellen die Massen keine wissenschaftlichen Theorien auf, die sich von denen der „Klasse“ der Wissenschaftler unterscheiden. Wenn es einen Unterschied gibt, so höchstens den, daß der „kleine Mann“ häufig noch an Ideen festhält, die von der Wissenschaft schon längst verworfen worden sind. Zweitens ist die gesellschaftliche Mobilität unter Wissenschaftlern üblich, ein Vier-

tel bis ein Drittel jeder neuen Wissenschaftlergeneration kommt aus den sozioökonomisch unteren Klassen. Drittens ist es im allgemeinen so, daß nicht Stand, sondern die Geburtsreihenfolge innerhalb einer gesellschaftlichen Klasse dafür bestimmend ist, wer rebellische neue Ideen hervorbringt (Sulloway, 1984). Alles dies steht im Gegensatz zu der These, die sozioökonomische Umwelt übe einen dominierenden Einfluß auf die Geburt spezieller neuer wissenschaftlicher Ideen und Begriffe aus. Die Beweislast liegt eindeutig bei denen, die solche Behauptungen aufstellen, und bisher ist es ihnen nicht gelungen, konkrete Beweise irgendeiner Art vorzubringen (s. Kap. 11).

Niemand lebt in einem Vakuum; jeder, der viel liest, wie zum Beispiel Darwin nach seiner Reise mit der *Beagle*, wird von seiner Lektüre zwangsläufig beeinflusst (Schweber, 1977). Darwins Tagebücher legen ein Zeugnis dafür ab. Dies beweist nicht die These der Marxisten, wie Hodge (1974) zeigt, derzufolge „Darwin und Wallace das kapitalistische laissez-faire-Ethos von der Gesellschaft auf die gesamte Natur ausgedehnt haben“. Offenkundig ist der Einfluß sozialer Faktoren auf die Entwicklung spezifisch biologischer Fortschritte gering. Das Gegenteil ist natürlich nicht richtig. Doch das Studium der Anstöße und Einflüsse der Naturwissenschaften auf Sozialtheorie, auf gesellschaftliche Institutionen und Politik gehört in den Bereich der Geschichte, Soziologie und Politischen Wissenschaft, und nicht in die Wissenschaftsgeschichte. Ich stimme Alexander Koyré (1965, S. 856) darin zu, daß es hoffnungslos ist, „die Existenz“ bestimmter Wissenschaftler und Wissenschaften aus ihrer Umwelt „abzuleiten“. „Athen erklärt Plato ebenso wenig, wie Syracus eine Erklärung für Archimedes oder Florenz eine solche für Galileo liefert. Nach derartigen Erklärungen zu suchen, ist ein ganz und gar aussichtsloses Unterfangen, so aussichtslos wie der Versuch, die zukünftige Entwicklung der Wissenschaft oder Wissenschaften als eine Funktion der Struktur des sozialen Kontextes vorherzusagen.“ Auch Thomas Kuhn (1971, S. 280) hat festgestellt, daß der Historiker beständig „der Rolle des umgebenden Klimas außerwissenschaftlicher Ideen ein übermäßiges Gewicht“ beimißt (siehe auch Passmore, 1965).

Problembezogene Geschichtswerke

Vor mehr als hundert Jahren riet Lord Acton den Historikern: „Untersucht Probleme, nicht Epochen!“. Dieser Rat ist für die Geschichte der Biologie ganz besonders angebracht, deren Charakteristikum die Langlebigkeit ihrer wissenschaftlichen Probleme darstellt. Die meisten großen Kontroversen des 19. und frühen 20. Jahrhunderts gehen auf Probleme zurück, die bereits Aristoteles bekannt waren. Solche Streitfragen setzen sich von Generation zu Generation und von Jahrhundert zu Jahrhundert fort. Es sind Prozesse, keine Ereignisse; sie lassen sich nur aus ihrer Geschichte verstehen. R. G. Collingwood sagte von der Geschichte (1939, S. 38): „Sie hat es nicht mit Ereignissen, sondern mit Prozessen zu tun, die weder beginnen noch enden, sondern ineinander übergehen“. Dies muß besonders angesichts der statischen Ansichten des logischen Positivismus betont werden, für dessen Vertreter die logische Struktur das eigentliche Problem der Wissenschaft war: „Die Philosophie der Wissenschaft wird von ihnen primär als eine sorgfältige und ins Einzelne gehende Analyse der logischen Struktur und der begrifflichen Probleme der zeitgenössischen Wissenschaft verstanden“ (Laudan, 1968). Tatsächlich lassen sich wissenschaftliche Probleme jedoch weit besser verstehen,

wenn man nicht so sehr ihre Logik, sondern ihre Geschichte untersucht. Allerdings darf man nicht vergessen, daß die Darstellung der Entwicklung der einzelnen Probleme kein Ersatz für die chronologische Geschichtsschreibung ist. Beide Ansätze ergänzen sich.

Bei der problembezogenen Methode liegt das Hauptgewicht auf der Geschichte der Versuche, Probleme zu lösen, z. B. des Versuches, das Wesen der Befruchtung oder den richtungsgebenden Faktor in der Evolution zu erklären. Dargestellt wird die Geschichte nicht nur der erfolgreichen, sondern auch der gescheiterten Versuche, diese Probleme zu lösen. Bei der Behandlung der wichtigsten Kontroversen eines Gebiets wird versucht, sowohl die Ideologien (oder Dogmen) als auch das spezielle Beweismaterial zu analysieren, das die jeweiligen gegnerischen Parteien zur Untermauerung ihrer gegensätzlichen Theorien anführten. Bei der problembezogenen Geschichtsschreibung liegt der Nachdruck auf dem arbeitenden Wissenschaftler und seiner Vorstellungswelt. Welches waren die wissenschaftlichen Probleme seiner Epoche? Über welche begrifflichen und technischen Werkzeuge verfügte der Forscher bei seiner Suche nach einer Antwort? Welche Methoden standen ihm zur Verfügung? Welche vorherrschenden Ideen seiner Zeit lenkten ihn bei seiner Forschungsarbeit und beeinflussten seine Entscheidungen? Bei der problembezogenen Geschichtsschreibung bestimmen Fragen dieser Art die Behandlung der Thematik.

Es ist dies die Methode, die ich für das vorliegende Buch gewählt habe. Wenn der Leser dieses Buch in die Hand nimmt, so sollte er sich dessen bewußt sein, daß es keine traditionelle Geschichte der Wissenschaft ist. Da es sich auf die Geschichte wissenschaftlicher Probleme konzentriert, vernachlässigt es zwangsläufig die biographischen und soziologischen Aspekte der Geschichte der Biologie. Es sollte daher zusammen mit einer allgemeinen Geschichte der Biologie (wie Nordenskiöld, 1928), mit dem *Dictionary of Scientific Biography* und mit verfügbaren geschichtlichen Darstellungen biologischer Spezialgebiete benutzt werden. Als Biologe bin ich besser dazu befähigt, eine Problem- und Ideengeschichte als eine biographische oder soziologische Geschichte der Biologie zu schreiben.

Das wichtigste bei dieser Art von Geschichtsschreibung ist die Frage Warum? Warum wurde die Theorie der natürlichen Auslese in England entwickelt, und zwar tatsächlich viermal unabhängig voneinander? Warum entstand die Populationsgenetik in Rußland? Warum waren Batesons Erklärungsversuche in der Genetik fast durchweg falsch? Warum hat sich Correns von Randproblemen aller Art ablenken lassen und daher so wenig zur Lösung der Kernprobleme der Genetik nach 1900 beigetragen? Warum galten die Anstrengungen der Morgan'schen Schule so viele Jahre lang der Festigung der bereits sicher etablierten Chromosomentheorie der Vererbung, statt neue Fronten zu eröffnen? Warum hatten de Vries und Johannsen so viel weniger Erfolg bei ihren Versuchen, Evolutionsprobleme zu lösen, als bei ihrer rein genetischen Arbeit? Der Versuch, derartige Fragen zu beantworten, erfordert das Zusammentragen und Prüfen großer Mengen von Belegmaterial, und dies führt fast immer zu neuen Einsichten, selbst wenn es sich herausstellen sollte, daß die ursprüngliche Frage falsch gestellt war. Antworten auf Warum-Fragen sind zwangsläufig etwas spekulativ und subjektiv, aber in Einklang mit der hypothetisch-deduktiven Methode zwingen sie zum Ordnen von Beobachtungen und zum ständigen Testen aller Schlußfolgerungen. Heute, wo selbst in der wissenschaftlichen Forschung (insbesondere in der Evolutionsbiologie) die Legitimität von Warum-Fragen anerkannt wird, sollte die Zulässigkeit solcher Fragen in der Geschichtsschreibung noch weniger bezweifelt werden. Im schlimmsten Fall kann die zur Beantwortung

einer solchen Frage notwendige detaillierte Analyse ergeben, daß die der Frage zugrundeliegenden Annahmen falsch waren. Aber selbst dies würde unserem Verständnis einen Schritt weiterhelfen.

Überall in diesem Werk habe ich mich darum bemüht, die jeweiligen Probleme so weitgehend wie möglich zu analysieren, und heterogene Theorien und Begriffe in ihre einzelnen Komponenten zu zerlegen. Nicht immer sind sich die Historiker dessen gewahr gewesen, wie komplex viele biologische Begriffe tatsächlich sind, ja, wie komplex die Struktur der Biologie als Ganzes ist. Das hatte zur Folge, daß einige recht verworrene Darstellungen der Geschichte der Biologie veröffentlicht wurden. Ihre Autoren hatten nicht verstanden, daß es zwei Biologien gibt – eine Biologie der funktionalen und eine Biologie der evolutionären Kausalzusammenhänge. Ebenso wird niemand den Darwinismus kompetent erörtern können, der über „Darwins Evolutionstheorie“ im Singular schreibt, ohne zwischen den einzelnen Theorien der schrittweisen Evolution, der gemeinsamen Abstammung, der Artbildung, sowie den Mechanismen der natürlichen Auslese zu unterscheiden. Die meisten großen Theorien der Biologie waren, als sie zum ersten Mal vorgeschlagen wurden, solche Konglomerate. Ihre Geschichte und ihre Wirkung lassen sich nicht verstehen, solange nicht die verschiedenen Komponenten herausgelöst und voneinander unabhängig erforscht werden. Sie gehören häufig sehr unterschiedlichen Vorstellungskreisen an.

Es ist meine Überzeugung, daß man die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt nicht verstehen kann, wenn man die Denkstruktur der Biologie nicht versteht. Ich habe mich daher um eine relativ ausführliche Darstellung der Erkenntnisse und Vorstellungen der Biologie bemüht. Besonders notwendig war dies bei der Behandlung der organischen Mannigfaltigkeit (Teil I), denn es gab bisher keine befriedigende Darstellung der Wissenschaft der organismischen Vielfalt und ihrer Gedankenstruktur. Ich bin mir darüber im klaren, daß ich Gefahr laufe, von einem Kritiker vorgeworfen zu bekommen: „Aber dies ist ja ein Biologie-Lehrbuch – nur historisch angeordnet!“ Vielleicht sollte eine problemorientierte Geschichte der Biologie eben gerade so sein.

Vermutlich die größte Schwierigkeit, mit der jede Ideengeschichte der Biologie zu kämpfen hat, ist die Langlebigkeit der Kontroversen. Viele der heutigen Differenzen sind schon vor Generationen oder sogar Jahrhunderten entstanden, einige gehen in der Tat bis auf die Griechen zurück. Eine mehr oder weniger „zeitlose“ Darstellung der Fragen ist in solchen Fällen konstruktiver als eine chronologische.

Ich habe jeden der drei Hauptabschnitte dieses Buches (Vielfalt, Evolution, Vererbung) so darzustellen versucht, daß er ein in sich geschlossenes Ganzes bildet. Auch innerhalb jedes dieser großen Gebiete habe ich jedes einzelne Problem wiederum in sich geschlossen zu erörtern gesucht. Allerdings waren einige Überschneidungen und Wiederholungen dabei nicht zu vermeiden, da zwischen den verschiedenen Themen zahlreiche Querverbindungen bestehen und darüber hinaus jedes von ihnen in den gleichen aufeinanderfolgenden Epochen und im Kontext des jeweils herrschenden Zeitgeistes zu untersuchen war. Ich habe mich besonders bemüht, zu einem lesbaren Kompromiß zwischen unvermeidlichen Wiederholungen und angemessenen Verweisen auf andere Kapitel zu kommen.

Subjektivität und Voreingenommenheit

Ein bekannter marxistischer Theoretiker in Rußland hat meine Arbeiten einmal als „reinen dialektischen Materialismus“ bezeichnet. Nun bin ich kein Marxist und kenne die jüngste Definition des dialektischen Materialismus nicht, aber ich gebe zu, daß ich einige von Engels anti-reduktionistischen Ansichten teile, wie sie in seinem *Anti-Dühring* dargestellt sind, und daß ich mich stark von dem Hegelschen Schema der These-Antithese-Synthese angezogen fühle. Außerdem glaube ich, daß eine Antithese am leichtesten durch eine kategorische Formulierung einer These provoziert wird und daß ein Problem durch eine derartige Gegenüberstellung von unzweideutiger These und Antithese eher gelöst, und somit die endgültige Synthese am schnellsten erreicht wird. In der Geschichte der Biologie lassen sich zahlreiche Beispiele dafür finden.

Diese Auffassung ist für meine Darstellung bestimmend gewesen. Wann immer möglich, habe ich mich um eine Synthese gegensätzlicher Gesichtspunkte bemüht (es sei denn, einer von ihnen war deutlich falsch). Wo die Situation noch völlig ungeklärt ist, habe ich die sich gegenüberstehenden Ansichten in kategorischer, gelegentlich fast einseitiger Manier beschrieben, um eine Erwiderung zu provozieren, wenn dies gerechtfertigt ist. Ich hasse es, um die Dinge herumzureden. Man hat mich daher zuweilen als dogmatisch bezeichnet. Ich finde, das ist das falsche Epitheton für meine Haltung. Ein dogmatischer Mensch besteht darauf, Recht zu haben, gleichgültig, wie viele Beweise gegen ihn sprechen. So habe ich mich niemals verhalten. Ich bin, im Gegenteil, in der Tat stolz darauf, meine Ansicht häufig geändert zu haben, wenn es nötig war. Doch ist es richtig, daß es meine Taktik ist, allumfassende kategorische Feststellungen zu treffen. Ob dies in der freien Welt des wissenschaftlichen Gedankenaustausches ein Fehler ist oder nicht, darüber läßt sich streiten. Ich bin jedenfalls der Überzeugung, daß es rascher zur schließlichen Lösung wissenschaftlicher Probleme führt als ein vorsichtiges Sich-nicht-Festlegen. Ja, ich stimme mit Passmore (1965) darin überein, daß Geschichtswerke sogar polemisch sein sollten. Eine solche Geschichtsschreibung provoziert Widerspruch und fordert den Leser zur Widerlegung heraus. Durch einen dialektischen Vorgang wird damit die Synthese beschleunigt. Das entschiedene Eintreten für einen definitiven Standpunkt sollte nicht mit Subjektivität verwechselt werden.

Seit jeher werden Geschichtsschreiber ermahnt, strikt objektiv zu sein. Dieses Ideal hat der große Historiker Leopold von Ranke sehr treffend formuliert, als er sagte, der Historiker solle „zeigen, wie es wirklich gewesen ist“. Für ihn war die Geschichte die genaue Rekonstruktion einer Reihe vergangener Ereignisse. Eine derartige Objektivität ist völlig angemessen, wenn man die Fragen „wer“, „was“, „wann“ und „wo“ zu beantworten sucht, obgleich darauf hingewiesen werden muß, daß sich der Historiker, sogar wenn er Tatsachen darstellt, subjektiv verhält. Denn er kann Werturteile nicht vermeiden, wenn er Tatsachen zusammenträgt. Und er trifft eine Auswahl, wenn er entscheidet, welche Tatsachen er sich zu eigen macht, und wie er sie zueinander in Beziehung setzt.

In jeder Phase der Geschichtsschreibung schleicht sich Subjektivität ein, besonders wenn man – wie das bei der problembezogenen Geschichte nötig ist – Erklärungen sucht und nach dem Warum fragt. Man kann zu keinen Erklärungen gelangen, ohne sich seines eigenen, persönlichen Urteilsvermögens zu bedienen – und das ist zwangsläufig subjektiv. Eine subjektive Abhandlung ist gewöhnlich weitaus anregender als eine kühl objektive Darstellung, da ihr heuristischer Wert größer ist.

In welchem Maße ist Subjektivität zulässig, und wo wird sie zu Voreingenommenheit? Radl (1907–08) zum Beispiel war derart stark anti-darwinistisch voreingenommen, daß er nicht einmal imstande war, die Darwinsche Theorie adäquat darzustellen. Das geht offensichtlich zu weit. Subjektivität wird leicht immer dann zu Voreingenommenheit, wenn es um die Beurteilung von Wissenschaftlern der Vergangenheit geht. Hier neigen Historiker dazu, entweder in das eine oder in das andere Extrem zu verfallen. Entweder machen sie sich eine strikt retrospektive Methode zu eigen, bei der die Vergangenheit ausschließlich im Licht des gegenwärtigen Wissens und Verständnisses bewertet wird, oder aber sie unterdrücken jeglichen Rückblick und beschreiben frühere Ereignisse streng innerhalb der Grenzen des Denkens jener Periode. Es will mir scheinen, als sei keiner dieser beiden Ansätze völlig zufriedenstellend.

Man könnte besser so vorgehen, daß man die besten Aspekte der beiden Methoden miteinander verbindet. Dabei müßte man zuerst das geistige Milieu der Zeit so genau wie möglich zu rekonstruieren suchen. Aber es wäre nicht genug, die Kontroversen der Vergangenheit ausschließlich innerhalb der Grenzen der zu jener Zeit verfügbaren Information zu erörtern. Denn dann blieben diese Kontroversen ebenso ungelöst und dunkel wie zu ihrer eigenen Zeit. Stattdessen sollte man das moderne Wissen heranziehen, wann immer dies zum Verständnis früherer Schwierigkeiten beiträgt. Nur auf solche Weise werden wir ermitteln können, welche Gründe dafür verantwortlich waren, daß der Meinungsstreit ausbrach und daß es nicht gelang, ihn beizulegen. War es eine semantische Schwierigkeit (beispielsweise die Verwendung desselben Wortes in unterschiedlichen Bedeutungen), ein philosophischer Gegensatz (wie Essentialismus kontra Populationsdenken) oder einfach ein Irrtum (etwa die Verwechslung von unmittelbaren und mittelbaren Ursachen)? Das Studium früherer Kontroversen ist besonders aufschlußreich, wenn man die Argumente und gegensätzlichen Standpunkte im Licht unserer heutigen Erkenntnisse analysiert.

Besonders lästig sind semantische Probleme, da sie so oft nicht erkannt werden. Die Griechen z. B. besaßen ein sehr begrenztes technisches Vokabular und verwendeten häufig denselben Ausdruck für recht verschiedene Dinge oder Begriffe. Sowohl Platon als auch Aristoteles benutzten den Ausdruck *eidos* (und zumindest Aristoteles gebraucht ihn sogar in mehreren Bedeutungen!), doch die Hauptbedeutung des Wortes ist bei den beiden Autoren völlig verschieden. Platon war Essentialist, Aristoteles jedoch war das nur in sehr begrenztem Umfang (Balme, 1980). Aristoteles benutzte den Terminus *genos* gelegentlich als Sammelbegriff (in der Bedeutung der „Gattung“ der Taxonomen), aber viel häufiger im Sinne von „Art“. Als Aristoteles gegen Ende des Mittelalters wiederentdeckt und ins Lateinische und in die westeuropäischen Sprachen übersetzt wurde, wurden seine Ausdrücke in die „entsprechenden“ Wörter übertragen, wie sie in den damaligen Wörterbüchern zur Verfügung standen. Diese irreführenden Übersetzungen haben unser Verständnis von Aristoteles' Denken in sehr unglücklicher Weise beeinflusst. Einige moderne Autoren haben den Mut gehabt, sich moderner Fachausdrücke zu bedienen, um das Denken von Aristoteles zu verdeutlichen, Ausdrücke also, die Aristoteles höchstwahrscheinlich selbst gebraucht hätte, wenn er heute lebte. Ich denke da an Delbrücks Verwendung des Begriffes „genetisches Programm“, um klarzumachen, was Aristoteles beabsichtigte, als er den Begriff *eidos* bei der Beschreibung der individuellen Entwicklung benutzte. In ähnlicher Weise sollte man das Wort „Teleonomie“ (statt „Teleologie“) verwenden, wenn Aristoteles die von einem *eidos* (Programm) gesteuerte Zielstrebigkeit erörtert. Dies ist nicht anachronistisch; es ist einfach die beste Weise, mit Hilfe einer für

den modernen Leser eindeutigen Terminologie zu verdeutlichen, was ein antiker Autor im Sinn hatte.

Es wäre jedoch völlig fehl am Platze, wollte man von unserem heutigen Wissen zurückblickend Werturteile abgeben. Wenn man Lamarck zum Beispiel auf der Basis der ihm bekannten Fakten und der zu seiner Zeit vorherrschenden Ideen beurteilt, so hatte er nicht annähernd so unrecht, wie es uns heute vorkommt, die wir mit der Selektionstheorie und der Mendelschen Genetik vertraut sind. Der Ausdruck „whiggische Geschichtsinterpretation“ wurde von dem Historiker Herbert Butterfield (1931) für die Gewohnheit einiger englischer Verfassungsgeschichtler geprägt, die neuere Geschichte als ein fortschreitendes Ausdehnen der Menschenrechte zu verstehen, wobei gute „vorblickende“ Liberale sich in beständigem Kampf mit den „rückwärtsblickenden“ Konservativen befanden. Später (1962) wandte Butterfield den Ausdruck *whiggisch* auf jene Art der Wissenschaftsgeschichte an, bei der jeder Wissenschaftler nach der Größe seines Beitrags zur Festigung unserer gegenwärtigen Interpretation der Wissenschaft beurteilt wird. Statt einen Wissenschaftler unter Berücksichtigung des geistigen Milieus, in dem er tätig war, zu beurteilen, wird er streng nach Maßgabe heutiger Vorstellungen bewertet. Der gesamte Problem- und Ideenkontext, in dem der Wissenschaftler der Vergangenheit gearbeitet hat, bleibt bei dieser Methode unberücksichtigt. Die Geschichte der Wissenschaft ist reich an derartigen voreingenommenen „whiggischen“ Interpretationen.

Bei einem wissenschaftlichen Meinungsstreit geben die Sieger fast ausnahmslos später ein falsches Bild von den Ansichten der unterlegenen Partei. Beispiele dafür sind die Behandlung Buffons durch die Anhänger von Linnaeus, Lamarcks durch die Cuvier-Anhänger, Linnaeus' durch die Darwinisten, der Biometriker durch die Mendelisten usw. Der Biologiehistoriker muß sich bemühen, einen besser ausgewogenen Bericht zu liefern. Viele heute indiskutable Theorien, beispielsweise die von Lamarck verfochtene Vererbung erworbener Merkmale, schienen früher derart im Einklang mit den bekannten Fakten zu stehen, daß kein Autor dafür kritisiert werden sollte, sich solche vorherrschenden Ideen zu eigen gemacht zu haben, selbst wenn sie sich inzwischen als falsch erwiesen haben. Fast immer hatten diejenigen, die eine falsche Theorie vertraten, scheinbar triftige Gründe dafür. Fast immer versuchten sie, auf etwas aufmerksam zu machen, was von ihren Gegnern übersehen wurde. Die Anhänger der Präformationstheorie z. B. versuchten etwas zur Geltung zu bringen, was später als das genetische Programm wieder zu Anerkennung kam. Die Biometriker verteidigten Darwins Ansichten von der allmählichen Evolution gegen die saltationistische Evolutionstheorie der Anhänger des Mendelismus. In beiden Fällen wurden richtige Ideen mit falschen zusammengeworfen, und gingen mit den falschen zusammen unter. Ich habe mir vorgenommen, besondere Aufmerksamkeit solchen Personen und Theorien zu widmen, die sich nicht durchgesetzt haben, sind sie doch früher häufig ungerecht oder zumindest nicht angemessen behandelt worden.

Der Pfad der Wissenschaft ist niemals geradlinig. Immer gibt es konkurrierende Ideen, und es mag sogar sein, daß die Hauptaufmerksamkeit einer Periode auf eine weniger wichtige Frage gerichtet gewesen ist, sozusagen auf eine Seitenstraße, die sich schließlich als Sackgasse herausgestellt hat. Diese Entwicklungen sind oft aufschlußreicher, d. h. lassen den Zeitgeist einer Periode viel besser erkennen als die geradeaus verlaufenden Fortschritte der Wissenschaft. Leider schließt Platzmangel eine angemessene Erörterung vieler dieser Entwicklungen aus. Keine Geschichte kann es sich leisten, sich

mit jeder verlorenen Sache und jeder Kursabweichung zu befassen. Doch es gibt Ausnahmen! Mißerfolge und Irrtümer der Vergangenheit enthüllen manchmal Aspekte des damaligen, zeitgenössischen Denkens, die uns sonst entgehen würden. Macleays und Swainsons Quinarianismus beispielsweise, der durch Darwins *Entstehung der Arten* völlig in den Schatten gedrängt wurde, war ein ernsthaftes Bemühen, die anscheinend chaotische Vielfalt der Natur mit der damals vorherrschenden Meinung in Einklang zu bringen, es müsse irgendeine „höhere“ Ordnung in der Natur geben. Er zeigt außerdem, wie stark der alte Mythos noch verankert war, daß alle Ordnung auf der Welt letztlich numerischer Art sei. So falsch und kurzlebig die Theorie des Quinarianismus auch war, sie trägt trotzdem zu unserem Verständnis des Denkens ihrer Zeit bei. Das Gleiche läßt sich von nahezu jeder Theorie oder Schule der Vergangenheit sagen, die heute als nicht mehr gültig angesehen wird. Die Interessen, die ein Historiker hat, beeinflussen unvermeidlich seine Entscheidung darüber, welche Themen er ausführlich und welche er eher summarisch behandelt. Ich bin geneigt, Schuster zuzustimmen, der in seinem Buch *The Progress of Physics* (1911) sagte: „Ich ziehe es vor, offen subjektiv zu sein und möchte Ihnen zum Voraus sagen, daß mein Bericht fragmentarisch und zum größten Teil eine Wiedergabe von selbst Gesehenem und Erlebtem sein wird.“

Historiker kontra Naturwissenschaftler

Zwei Gruppen von Gelehrten mit völlig verschiedenen Standpunkten und ganz anderer Vorbildung – Historiker und Naturwissenschaftler – erheben Anspruch auf die Geschichte der Wissenschaft als ihr ureigenstes Gebiet. Bedingt durch Unterschiede in ihren Interessen und Kompetenzen sind ihre jeweiligen Beiträge etwas verschieden. Ein Naturwissenschaftler wählt im allgemeinen andere Probleme zur Analyse und Erörterung aus als ein Historiker oder Soziologe. Hierzu ein Beispiel: in jüngeren Darstellungen der Evolution, die aus der Feder von Evolutionsbiologen stammen, findet H. Spencer kaum Beachtung, und es gibt gute Gründe dafür. Nicht nur war Spencer vage und konfus, die Ideen, die er vertrat, waren darüber hinaus die Ideen anderer und bereits überholt, als er sie aufgriff. Daß Spencers ausgeborgte Ideen sehr populär und einflußreich waren, soweit es die allgemeine Öffentlichkeit betrifft, ist zweifellos richtig, aber es ist nicht die Aufgabe des naturwissenschaftlichen Historikers, in den Bereich des Soziologen überzugreifen. Den Biologen fehlt gewöhnlich die Befähigung zur Erörterung der Sozialgeschichte. Andererseits wäre es genauso lächerlich, von einem Sozialhistoriker zu verlangen, daß er eine fachkundige Analyse von naturwissenschaftlichen Problemen vorträgt. Die Geschichte der Wissenschaft bezieht Inspiration, Information und methodologische Hilfestellung sowohl von der Naturwissenschaft als auch von der Geschichte und trägt mit ihren Ergebnissen ihrerseits wieder zu beiden Gebieten bei.

Daß sich Historiker ebenso wie Naturwissenschaftler für Wissenschaftsgeschichte interessieren, hat triftige Gründe. Die Griechen besaßen keine Wissenschaft in unserem heutigen Sinne. Was sie an Wissenschaft hatten, wurde von Philosophen und Ärzten getrieben. Nach Ende des Mittelalters machte sich ein kontinuierlicher Trend zur Emanzipation der Wissenschaft von der Philosophie und dem allgemeinen Zeitgeist bemerkbar. In der Renaissance und während des 18. Jahrhunderts wurden die wissenschaftlichen Vorstellungen stark von der Einstellung der Wissenschaftler zu Religion und Philosophie beeinflusst. Ein Kartesianer, ein orthodoxer Christ oder ein Deist hatte zwangsläufig

fig verschiedene Vorstellungen von Kosmologie, Entstehung und anderen Aspekten der Erklärung von Leben, Materie und Ursprüngen. Nichts hat die Emanzipation der Wissenschaft von Religion und Philosophie gründlicher verdeutlicht als die Darwinsche Revolution. Seitdem ist es völlig unmöglich geworden, aus wissenschaftlichen Veröffentlichungen zu schließen, ob der Autor gottesfürchtiger Christ oder Atheist ist. Mit Ausnahme einiger weniger Fundamentalisten gilt dies sogar für die Schriften von Biologen über das Thema Evolution.

Dieser Trend zur Emanzipation der Wissenschaft hatte eine beträchtliche Auswirkung auf die Darstellung der Wissenschaftsgeschichte. Je weiter wir in der Zeit zurückgehen, um so unwichtiger ist der Bestand an wissenschaftlichen Erkenntnissen des Zeitalters und um so wichtiger das allgemeine intellektuelle Klima. Soweit es die Biologie betrifft, beginnen sich die wissenschaftlichen Probleme erst nach etwa 1740 von den allgemeinen intellektuellen Kontroversen ihrer Zeit abzulösen. Ohne Zweifel sind Historiker besonders gut dafür qualifiziert, die frühere Zeitspanne in der Geschichte der Biologie abzuhandeln. Dagegen ist die Geschichte spezieller biologischer Disziplinen im 19. und 20. Jahrhundert ursprünglich völlig von Fachbiologen beherrscht gewesen. Neuere Geschichtswerke über spezielle biologische Fachgebiete dokumentieren dies sehr gut, zum Beispiel die Werke von Dunn, Stubbe und Sturtevant über Genetik, die von Fruton, Edsall und Leicester über Biochemie, Needham und Oppenheimer über Embryologie, Baker und Hughes über Zytologie oder Stresemann über Ornithologie, um nur einige wenige Namen aus der umfangreichen Literatur zu nennen. Sie bescheinigen den Naturwissenschaftlern die Befähigung zur historischen Forschung.

Die Voreingenommenheit der Physiker

Die meisten generellen Geschichtswerke über die „Naturwissenschaft“ sind von Physikhistorikern geschrieben worden, die sich niemals ganz von der engstirnigen Auffassung freimachen konnten, alles, was nicht auch für die Physik zutrifft, sei keine Wissenschaft. Physiker neigen dazu, die Biologen danach zu beurteilen, in welchem Maße sie „Gesetze“, Messungen, Experimente und andere in der Physik hochangesehene Elemente der wissenschaftlichen Forschung benutzt haben.

Das Ergebnis ist, daß man in der Literatur Urteile über biologische Fachgebiete aus der Feder gewisser Physikgeschichtler finden kann, die so absurd sind, daß man nur lächeln kann. Wer zum Beispiel weiß, daß Darwin seine Evolutionstheorie weitgehend auf der Grundlage seiner Erfahrung als Naturbeobachter entwickelt hat, kann über die folgende Aussage eines bekannten Newton-Historikers nur staunen: „Der Naturforscher ist in der Tat ein geübter Beobachter, aber seine Beobachtungen unterscheiden sich von denen eines Wildhüters lediglich in der Quantität, nicht in der Qualität; seine einzigen esoterischen Qualifikationen sind Vertrautheit mit der systematischen Nomenklatur.“ Diese Art von voreingenommenem physikalischem Denken ist beim Studium der Evolutionsbiologie völlig fehl am Platze, wie in Kapitel 2 noch zu sehen sein wird. Die Theorienbildung und ihre Geschichte in der Evolutionsbiologie und Systematik erfordern eine radikal andere Methode, eine Methode, die in gewisser Hinsicht eher der eines Forschers der Geschichte der Archäologie oder eines Interpreten der modernen Weltgeschichte ähnelt.

Andere Vorurteile

Jeder Fachwissenschaftler, nicht nur der Physiker, hält völlig selbstverständlich sein spezielles Arbeitsgebiet für das interessanteste, und die dort gebräuchlichen Methoden für die produktivsten. Infolgedessen herrscht zwischen den einzelnen Gebieten und sogar innerhalb eines Fachs (z. B. der Biologie) häufig eine gehässige Art von Chauvinismus. Beispielsweise ist es Chauvinismus, wenn Hartmann (1947) 98 Prozent seiner großen *Allgemeinen Biologie* der physiologischen Biologie und nur 2 Prozent der Evolutionsbiologie widmete. Es ist Chauvinismus, wenn gewisse Historiker das Zustandekommen der evolutionären Synthese ausschließlich den Erkenntnissen der Genetik zuschreiben und die Beiträge aus der Systematik, Paläontologie und anderen Zweigen der Evolutionsbiologie völlig ignorieren (Mayr und Provine, 1980).

Gelegentlich gibt es auch einen nationalen Chauvinismus, der einen Autor dazu veranlaßt, die Bedeutung der Wissenschaftler seines eigenen Landes zu übertreiben oder sogar falsch darzustellen, während er die Wissenschaftler anderer Länder unbeachtet läßt oder unterbewertet. Dies geschieht nicht unbedingt aus unangebrachtem Patriotismus, es ist auch häufig das Ergebnis der Unfähigkeit, die Sprachen zu lesen, in denen wichtige Beiträge von Wissenschaftlern anderer Länder veröffentlicht worden sind. Bei meiner eigenen Arbeit bin ich mir sehr der Wahrscheinlichkeit einer Einseitigkeit bewußt, weil ich weder die slawischen Sprachen noch Japanisch lesen kann.

Fallstricke und Schwierigkeiten

Die größte Schwierigkeit, die es zu überwinden gilt, wenn man die enorme Vielzahl der Probleme erkennen und die Entwicklung ihres begrifflichen Rahmens rekonstruieren will, ist die gewaltige Materialmenge, die durchforscht werden muß. Im Prinzip umfaßt sie den gesamten Bestand an biologischem Wissen, einschließlich aller von Biologen veröffentlichten Bücher und Zeitschriftenartikel, ihrer Briefe und Biographien, aller Tatsachen über die Institutionen, mit denen sie verbunden waren, der zeitgenössischen Sozialgeschichte und noch vieler Dinge mehr. Selbst der gewissenhafteste Historiker wäre nicht in der Lage, auch nur ein Tausendstel all dieses Materials zu bearbeiten. Erschwert wird die Situation außerdem durch das exponentielle Wachstum der heutigen wissenschaftlichen Produktion. In einer erstaunlich kurzen Spanne von Jahren werden heute mehr Schriften (und Seiten!) publiziert als in der gesamten vorangehenden Geschichte der Wissenschaft. Sogar Fachwissenschaftler beschwerten sich, sie könnten nicht länger mit der Lawine an Forschungsergebnissen in ihrem eigenen Spezialgebiet Schritt halten. Genau das Gleiche gilt für die Geschichtsschreibung. In den USA gibt es heute vielleicht fünfmal so viele Historiker der Biologie wie noch vor 25 Jahren.

Obwohl ich mich redlich bemüht habe, die wichtigsten Veröffentlichungen zu lesen, ist mir klar, daß jeder Spezialist in meiner Abhandlung allerlei Lücken und vermutlich auch nicht selten Irrtümer entdecken wird. Der erste Entwurf des größten Teils des Manuskriptes wurde in den Jahren 1970 bis 1976 geschrieben und die seither erschienene Literatur ist nicht immer so ausführlich eingefügt worden, wie es zu wünschen gewesen wäre. Meine Aufgabe wäre überhaupt unmöglich zu bewältigen gewesen, hätte ich nicht auf die reiche und ausgezeichnete moderne Sekundärliteratur zurückgreifen können. Die ältere Literatur war häufig ziemlich oberflächlich; ein Autor nach dem anderen

pflegte die gleichen Mythen oder Irrtümer wieder abzuschreiben, wie man feststellen kann, wenn man die Originalveröffentlichungen zu Rate zieht. Es liegt auf der Hand, daß es bei einem Buch wie diesem hier, das mehr als 20 000 einzelne Informationen enthalten dürfte, unmöglich ist, sie alle in der Originalquelle zu überprüfen. Da es sich hier jedoch nicht um eine lexikographische Geschichte handelt, ist ein gelegentlicher faktischer Fehler keine Katastrophe. Mein Hauptziel ist es gewesen, aus einer enormen Literaturmenge eine Synthese zu erarbeiten, wobei ich das Gewicht konsequent auf die Interpretation und Analyse der Kausalzusammenhänge gelegt habe.

Zeitlosigkeit

Wissenschaftshistoriker bekommen häufig – und nicht zu Unrecht – die Kritik zu hören, sie beschäftigten sich zu ausschließlich mit der „Prähistorie“ der Wissenschaft, d. h. mit Zeitaltern, deren Ereignisse für die moderne Wissenschaft weitgehend irrelevant seien. Um diesem Vorwurf zu entgehen, habe ich die Geschichte so nahe wie möglich an die Gegenwart heranzubringen versucht. In einigen Fällen, etwa der Entdeckung zahlreicher DNA-Familien in der Molekularbiologie in den letzten fünf bis zehn Jahren, sind die theoretischen Konsequenzen (zum Beispiel für die Evolution) immer noch zu ungewiß, um hier behandelt zu werden.

Ich wehre mich gegen die kürzliche Behauptung eines Historikers, daß „Gegenstand der Wissenschaftsgeschichte Forschungen und Dispute seien, die bereits abgeschlossen sind, und nicht so sehr Probleme, die heute lebendig sind“. Das ist ein gewaltiger Irrtum. Die meisten wissenschaftlichen Kontroversen ziehen sich über weit längere Zeiträume hin, als man sich gewöhnlich vorstellt. Selbst die heutigen Auseinandersetzungen haben Wurzeln, die gewöhnlich weit in die Vergangenheit zurückreichen. Es ist gerade das geschichtliche Studium derartiger Kontroversen, das häufig wesentlich zu einer begrifflichen Klärung beiträgt und somit schließlich die Lösung ermöglicht. Analog zum Fachgebiet der Weltgeschichte, wo „zeitgenössische Geschichte“ als ein legitimes Fach anerkannt ist, gibt es auch in der Geschichte der Wissenschaft eine „zeitgenössische Geschichte“. Nichts wäre irreführender als die Annahme, die Geschichte der Wissenschaft befasse sich lediglich mit gelösten Problemen. Im Gegenteil, man könnte sogar so weit gehen, die Darstellung längst gelöster Fragen früherer Jahrhunderte und Jahrtausende als „wissenschaftliche Prähistorie“ zu betrachten.

Vereinfachung

Ein Historiker, der sich mit einem derart weiten Bereich befaßt, wie er in diesem Buch behandelt wird, ist gezwungen, seinen Bericht zu straffen und von allem unnötigen Ballast zu befreien. Ich möchte den Leser warnen: die scheinbare Einfachheit vieler Entwicklungen ist höchst irreführend. Wenn er die ganze Fülle, die ganze Atmosphäre der vielen Querströmungen, Fehlstarts und erfolglosen Hypothesen genießen will, die zu einer bestimmten Zeit herrschte, so muß er ausführliche Berichte heranziehen, die sich auf spezielle Entwicklungen oder kurze Zeitspannen konzentrieren. Im Grunde genommen war keine Entwicklung jemals derart geradlinig und logisch, wie sie es in einer vereinfachten rückblickenden Darstellung gewesen zu sein scheint. Besonders schwer ist es,

die manchmal geradezu lähmende Macht fest verwurzelter Vorstellungen richtig einzuschätzen, wenn diese mit neuen Entdeckungen oder neuen Ideen konfrontiert wurden.

Ungenauigkeit schleicht sich auch dann ein, wenn man bestimmte Autoren als Vitalisten, Präformisten, Teleologen, Saltationisten oder Neodarwinisten etikettiert, als ob diese Namen einheitliche Typen bezeichneten. Tatsächlich bestehen diese Kategorien aus Individuen, von denen vermutlich auch nicht zwei die gleichen Ansichten vertraten. Ganz besonders gilt dies für die Beinamen „Lamarckisten“ und „Neolamarckisten“, hatten doch viele von ihnen nicht mehr miteinander gemein als die Überzeugung von einer Vererbung erworbener Eigenschaften.

Stillschweigende Annahmen

Eine weitere Schwierigkeit ergibt sich für den Historiker daraus, daß die meisten Wissenschaftler sich ihres eigenen Denkrahmens nicht voll bewußt sind. Sie bringen selten zum Ausdruck (wenn sie überhaupt darüber nachdenken), welche Wahrheiten oder Ideen sie ohne zu fragen akzeptieren und welche anderen sie ebenso unbesehen radikal ablehnen. In vielen Fällen kann der Historiker dies nur in der Weise zusammenstückeln, daß er das gesamte geistige Milieu der Epoche rekonstruiert. Und doch ist ein Verständnis dieser stillschweigend zugrundegelegten Annahmen manchmal notwendig, um die Antwort auf zuvor unbegreifliche Fragen zu finden. In der Wissenschaft hat man es immer mit Prioritäten und Wertsystemen zu tun; sie bestimmen nach Abschluß einer Untersuchung die neue Richtung der weiteren Forschung; sie bestimmen, welche Theorien der Forscher am eifrigsten entweder bestätigen oder widerlegen will; sie bestimmen auch, ob er ein Forschungsfeld für erschöpft hält oder nicht. Und doch ist gerade eine Untersuchung der für solche Prioritäten oder Wertsysteme ausschlaggebenden Faktoren bisher weitgehend unterblieben. Der Historiker muß herauszufinden suchen, was im Kopf eines Forschers vor sich ging, als er einer seit langem vertrauten Reihe von Fakten eine neue Interpretation gab. Vielleicht ist sogar die Behauptung gerechtfertigt, daß die wirklich entscheidenden Ereignisse in der Geschichte der Wissenschaft immer im Geist eines Wissenschaftlers stattfinden. Man muß sozusagen den Versuch machen, so zu denken, wie der Wissenschaftler gedacht hat, als er die Arbeit leistete, die man zu analysieren sucht.

Die meisten Wissenschaftler konzentrieren sich in ihren Veröffentlichungen gern auf neue Fakten oder besser auf neue Entdeckungen, und insbesondere auf alles, was spektakulär ist. Oft sind damit zugleich Wandlungen im Inhalt der Begriffe oder Neubewertungen verbunden, die anzuführen sie aber versäumen. Es ist sogar möglich, daß sie derartige Veränderungen gar nicht erkennen oder sie zwar wahrnehmen, aber für unwichtig halten. Wenn der moderne Historiker derartige Wandlungen in vergangenen Jahrhunderten zu rekonstruieren versucht, kann er oft nicht umhin, die Interessen und Wertmaßstäbe der Gegenwart in die Geschichte zur projizieren. Diese Gefahr bei der Interpretation läßt sich nur dadurch auf ein Minimum beschränken, daß sich der Historiker völlig dessen bewußt ist, was er tut.

Warum befassen wir uns mit der Geschichte der Biologie?

Mein Interesse an der Geschichte der Wissenschaft wurde durch die Lektüre von A. O. Lovejoys *The Great Chain of Being* geweckt. Der Autor unternimmt den – übrigens überaus erfolgreichen – Versuch, der Lebensgeschichte einer einzelnen Idee (oder eines zusammenhängenden Komplexes von Ideen) vom klassischen Altertum bis hin zum Ende des 18. Jahrhunderts nachzuspüren. Ich habe aus diesem einen Band mehr gelernt als aus fast allem, was ich sonst gelesen habe. Einer ähnlichen Methode haben sich auch Ernst Cassirer und Alexander Koyré bedient und damit völlig neue Maßstäbe für die wissenschaftliche Geschichtsschreibung gesetzt.

Zwar liegt der Schwerpunkt im Fall der Geschichte der Wissenschaft eher auf Problemen als auf Ideen, doch unterscheidet sich die Methode des Wissenschaftshistorikers nur unwesentlich von der eines Ideengeschichtlers wie Lovejoy: Er versucht, wie Lovejoy das getan hat, das Problem bis zu seinen Ursprüngen zurückzuverfolgen und sein Schicksal und seine Verzweigungen von diesen Anfängen an entweder bis zu seiner Lösung oder bis zur Gegenwart zu verfolgen.

Hauptziel dieses Buches ist es, für jeden Zweig der Biologie und für jeden Zeitraum herauszufinden,

1. welches die ungelösten Probleme waren und welche Vorschläge zu ihrer Lösung gemacht wurden,
2. welches die herrschenden Vorstellungen, ihre Veränderungen sowie die Ursachen für deren Wandel und für die Entwicklung neuer Ideen waren, und schließlich
3. wie sich vorherrschende oder neu entstehende Ideen hemmend oder beschleunigend auf die Lösung der offenen Fragen der Zeit ausgewirkt haben. Im Idealfall würde man mit dieser Methode ein Portrait der gesamten Lebensgeschichte jedes Problems in der Biologie zeichnen.

Die Beschäftigung mit dieser Art von Ideengeschichte der Wissenschaft wird gelegentlich als ein Hobby emeritierter Professoren abgetan. Dabei werden jedoch die mannigfachen Beiträge übersehen, die dieser Forschungszweig leistet. Die Geschichte der Wissenschaft eignet sich, wie schon häufig hervorgehoben worden ist, vorzüglich als eine erste Einführung in die Wissenschaft. Sie trägt dazu bei, die Kluft zwischen „allgemeinen Überzeugungen“ und den tatsächlichen Erkenntnissen der Wissenschaft zu überbrücken, zeigt sie doch, auf welche Weise und aus welchen Gründen die Wissenschaft über die volkstümlichen Überzeugungen hinaus fortschreiten konnte. Das sei an der Geschichte der Lehre von der Vererbung erläutert: Sie zeigt, mit welchen Entdeckungen und Argumenten weitverbreitete falsche Auffassungen widerlegt werden konnten, etwa die Vorstellung, daß erworbene Merkmale vererbt werden; daß das genetische Material von Vater und Mutter sich „vermischt“; daß das „Blut“ eines Weibchens durch Schwangerschaft verunreinigt wird, so daß dieses niemals wieder „reine“ Nachkommen hervorbringen kann, wenn es einmal (und sei es auch nur ein einziges Mal) geschwängert worden ist; daß ein einzelnes Ei gleichzeitig von dem Sperma mehrerer Männchen befruchtet wird, oder daß Unfälle einer schwangeren Mutter zur Entstehung erblicher Merkmale führen können. Ähnliche, aus dem Volk kommende, aus Mythen, religiösen Dokumenten oder frühen Philosophien abgeleitete, falsche Vorstellungen gab es ursprünglich in vielen Bereichen der Biologie. Die historische Darstellung der allmählichen Verdrängung dieser vor- oder frühwissenschaftlichen Überzeugungen durch besser

fundierte wissenschaftliche Theorien und Ideen trägt erheblich zum Verständnis des theoretischen Gerüsts der heutigen Biologie bei.

Der Laie entschuldigt seine mangelnde Kenntnis der Wissenschaft häufig mit der Bemerkung, die Wissenschaft sei ihm zu fachtechnisch oder zu mathematisch. Ich möchte jedem, der dieses Buch zur Hand nimmt, versichern, daß er auf diesen Seiten kaum Mathematik finden wird, und daß das Werk nicht in dem Maße fachtechnisch ist, daß ein Laie Schwierigkeiten mit der Darstellung haben würde. Die Ideengeschichte der Biologie hat einen großen Vorteil: man kann sie studieren, ohne die Namen einzelner Tier- oder Pflanzenarten oder der wichtigsten taxonomischen Gruppen und ihrer Klassifizierung zu kennen. Was man jedoch braucht, ist eine gewisse Kenntnis der wichtigsten Begriffe in der Biologie, wie Vererbung, Programm, Population, Variation, Emergenz oder organismisch. Kapitel 2 dient dem Zweck, eine Einführung in die Welt der wichtigsten biologischen Begriffe zu geben. Viele dieser Begriffe (und die damit verbundenen Fachausdrücke) sind auch in mehreren Zweigen der Geisteswissenschaften eingeführt worden, und es ist schlicht eine Frage der Bildung geworden, sie zu kennen. Alle diese Begriffe sind unerlässlich für ein Verständnis des Menschen und der Welt, in der er lebt. Jedes Bemühen, Licht in Ursprung und Natur des Menschen zu bringen, muß von einem gründlichen Verständnis der biologischen Begriffe und Theorien ausgehen. Schließlich ist es hilfreich, wenn sich der Leser mit einer Reihe von Fachwörtern vertraut macht wie Gamet, Zygote, Art, Gen, Chromosom usw., die im Glossarium definiert sind. Das gesamte Fachvokabular ist jedoch weitaus weniger umfangreich, als man es in irgendeinem Zweig der Geisteswissenschaften lernen muß, ob es sich nun um Musik, Literatur oder Zeitgeschichte handelt.

Nicht nur der Laie wird seinen Horizont durch das Studium der Ideengeschichte der Biologie erheblich erweitern. In vielen Zweigen der Biologie überstürzen sich die Fortschritte heutzutage so sehr, daß selbst der Fachwissenschaftler nicht mehr in der Lage ist, mit den Entwicklungen in anderen Bereichen der Biologie außer in seinem eigenen Schritt zu halten. Der weitgespannte Überblick über die Biologie und ihre leitenden Ideen, wie er in diesem Buch vorgelegt wird, dürfte dazu beitragen, einige dieser Lücken zu schließen. Meine Darstellung richtet sich auch an alle diejenigen, die in den letzten Jahren von anderen Fachgebieten, etwa von der Chemie, Physik, Mathematik oder anderen verwandten Disziplinen, zur Biologie gestoßen sind. Steht doch leider in den meisten Fällen das Verständnis der biologischen Begriffswelt dieser Neobiologen nicht auf derselben hohen Stufe wie ihre fachspezifische Erfahrung. In der Tat kann man, wenn man Organismen in der Natur kennt und die Pfade der Evolution versteht, häufig nur den Kopf schütteln über die Naivität der Verallgemeinerungen, wie man sie in einigen molekularbiologischen Schriften findet. Zugegeben, es gibt keine schnelle und leichte Methode, um diesem Mangel abzuhelpen. Ich bin aber mit Conant der Ansicht, daß das Studium der Geschichte einer Disziplin der beste Weg ist, sich ein Verständnis zu erarbeiten. Nur dadurch, daß man noch einmal alle Schwierigkeiten nachempfindet, denen zum Trotz diese Ideen entwickelt wurden, daß man alle früheren falschen Annahmen kennenlernt, die eine nach der anderen widerlegt werden mußten, anders ausgedrückt, indem man um alle Fehler weiß, die in der Vergangenheit gemacht wurden, kann man hoffen, ein wirklich gründliches und echtes Verständnis zu erwerben. In der Wissenschaft lernt man nicht nur aus den eigenen Fehlern, sondern auch aus der Geschichte der Fehler anderer.

2 Begriffsstruktur und Stellung der Biologie in der Naturwissenschaft

Man würde sich vergeblich bemühen, wollte man die Entwicklung irgendeines speziellen Begriffs oder Problems in der Geschichte der Biologie zu verstehen suchen, ohne zuvor die folgenden Fragen gestellt und beantwortet zu haben: Was ist Naturwissenschaft? Welchen Platz nimmt die Biologie unter den Wissenschaften ein? Und wie sieht die Begriffsstruktur der Biologie aus? Auf alle drei Fragen sind, insbesondere von Philosophen und anderen Nichtbiologen, ganz und gar irreführende Antworten gegeben worden, was dazu geführt hat, daß das Begriffsgefüge der Biologie weitgehend unverstanden geblieben ist. Die erste Aufgabe meiner Analyse besteht also darin, eine richtige Antwort auf diese grundlegenden Fragen zu finden. Damit wird das Studium der Geschichte spezifischer Begriffe in der Biologie auf eine solide Grundlage gestellt.

Das Wesen der Wissenschaft

Seit Urzeiten stellt der Mensch Fragen über Ursprung und Sinn der Welt und häufig auch über den Sinn seiner Existenz. In den Mythen aller Kulturen, selbst der primitivsten, finden wir seine tastenden Antworten. Als der Mensch über diese einfachen Anfänge hinauswuchs, tat er dies auf zweierlei sehr verschiedene Weisen. Zum einen festigten sich seine Ideen in Form von Religionen, die eine Reihe von gewöhnlich auf Offenbarung beruhenden Glaubenssätzen verkünden. So war das Abendland im ausgehenden Mittelalter völlig von einem blinden Vertrauen in die Lehren der Bibel und darüber hinaus von einem universellen Glauben an das Übernatürliche beherrscht.

Die andere, zweite Form der Auseinandersetzung mit den Geheimnissen der Welt war die Philosophie und später die Naturwissenschaft, obwohl die Wissenschaft in den Anfängen ihrer Geschichte nicht scharf von einer Religion getrennt war. Die Wissenschaft stellt diesen Geheimnissen Fragen, Zweifel, Wissensdurst und Erklärungsversuche entgegen, nimmt also eine ganz andere Haltung ein als die Religion. Die vorsokratischen (ionischen) Philosophen waren die ersten, die sich dieser zweiten Methode bedienten, sie suchten nach „natürlichen“ Erklärungen im Sinne beobachtbarer Naturkräfte wie Feuer, Wasser und Luft (Kap. 3). Dieses Bemühen um das Verständnis der Ursachen von Naturerscheinungen war der Anfang der Naturwissenschaft. Während vieler Jahrhunderte nach dem Untergang Roms war diese Tradition praktisch in Vergessenheit geraten, gegen Ende des Mittelalters und während der sogenannten wissenschaftlichen Revolution gewann sie jedoch neues Leben. Es wuchs die Überzeugung, daß uns die Göttliche Wahrheit nicht nur in der Heiligen Schrift, sondern auch in Gottes Schöpfung offenbart werde.

Wir alle kennen die Formulierung, in der Galileo Galilei diese Ansicht zum Ausdruck brachte: „Ich meine, daß wir bei der Diskussion von Fragen der Natur nicht bei der Autorität von Bibelstellen beginnen sollten, sondern mit vernünftigen Experimenten und notwendigen Demonstrationen. Denn die Heilige Schrift wie auch die Natur haben ihren Ursprung gleichermaßen im Worte Gottes.“ Und er fuhr fort: „Gott offenbart sich uns in ebenso wunderbarer Weise in den Handlungen der Natur wie in den ehrwürdigen Sätzen der Heiligen Schrift.“ Seiner Überzeugung nach flößt ein Gott, der die Welt mit ewigen Gesetzen regiert, mindestens ebensoviel Vertrauen und Glauben ein wie ein Gott, der fortwährend in den Lauf der Dinge eingreift. Dieser Gedanke war das auslösende Moment für die Geburt der Naturwissenschaft, wie wir sie heute verstehen. Wissenschaft war für Galilei nicht eine Alternative zur Religion, sondern ein untrennbarer Bestandteil von ihr. In gleicher Weise haben viele große Philosophen vom siebzehnten bis zum neunzehnten Jahrhundert, unter anderen auch Kant, Gott in ihr erklärendes System mit einbezogen. Die sogenannte Naturtheologie war, ihrem Namen zum Trotz, ebensosehr Wissenschaft wie Theologie. Ein Konflikt zwischen Wissenschaft und Theologie entwickelte sich erst später, als die Naturwissenschaft immer mehr Naturvorgänge und -erscheinungen durch „Naturgesetze“ zu erklären begann – Vorgänge, die man früher nur durch das Eingreifen des Schöpfers oder durch von Ihm angeordnete spezielle Gesetze erklären zu können glaubte [1].

Ein grundlegender Unterschied zwischen Religion und Naturwissenschaft liegt darin, daß Religion gewöhnlich aus einer Reihe von Dogmen, häufig „offenbarten“ Dogmen, besteht, bei denen es weder eine Alternative noch viel Deutungsspielraum gibt, wohingegen in der Naturwissenschaft geradezu ein Preis für alternative Erklärungen ausgesetzt ist und jederzeit die Bereitschaft besteht, eine Theorie durch eine andere zu ersetzen. Die Entdeckung eines alternativen erklärenden Schemas ruft häufig freudige Erregung hervor. Die Qualität einer wissenschaftlichen Idee wird nur in relativ geringem Maße nach außerwissenschaftlichen Kriterien beurteilt, da sie im großen und ganzen einzig und allein daran gemessen wird, wieviel sie erklären und – zuweilen – was sie voraussagen kann.

Seltsam: Wissenschaftler drücken sich bei ihren Aussagen darüber, um was es bei der Wissenschaft eigentlich geht, recht ungenau aus. In der Blütezeit des Empirizismus und Induktionismus wurde als Ziel der Wissenschaft am häufigsten die Ansammlung neuer Kenntnisse genannt. Liest man dagegen die Schriften von Wissenschaftsphilosophen, so gewinnt man den Eindruck, daß für sie Wissenschaft eine Methode ist. Und obwohl niemand in Frage stellen dürfte, daß die Methodenlehre unerlässlich ist, hat die nahezu ausschließliche Beschäftigung einiger Wissenschaftsphilosophen mit Methodik die Aufmerksamkeit von dem wesentlicheren Zweck der Wissenschaft abgelenkt, der darin liegt, zu einem größeren Verständnis der Welt, in der wir leben, und unserer selbst zu gelangen.

Wissenschaft dient einer Reihe von Zielen. Ayala (1968) beschreibt sie folgendermaßen: (1) Wissenschaft bemüht sich um die systematische Ordnung des Wissens, es geht ihr um das Auffinden von Beziehungsmustern zwischen Erscheinungen und Prozessen. (2) Wissenschaft ist bestrebt, Erklärungen für das Auftreten von Ereignissen zu liefern. (3) Wissenschaft stellt erklärende Hypothesen auf, die überprüfbar sein müssen, d. h. bei denen grundsätzlich die Möglichkeit bestehen muß, sie zu widerlegen. Um es allgemeiner auszudrücken: Wissenschaft versucht, die gewaltige Vielfalt von Naturerscheinungen und -vorgängen unter eine sehr viel kleinere Zahl von erklärenden Prinzipien einzuordnen.

Neue Fakten oder neue Ideen?

In den Augen der Öffentlichkeit sind Entdeckungen das Symbol der Wissenschaft. Die Entdeckung einer neuen Tatsache ist gewöhnlich leicht zu berichten, und so sehen auch die Nachrichtenmedien die Wissenschaft unter dem Aspekt neuer Entdeckungen. Als Alfred Nobel die Bedingungen für die Verleihung der Nobelpreise ausschrieb, dachte er dabei ausschließlich an neue Entdeckungen, insbesondere solche, die für die Menschheit von Nutzen sind. Dennoch ist es völlig irreführend, wenn man unter Wissenschaft lediglich eine Ansammlung von Fakten versteht. In der Biologie – und dies gilt vielleicht noch mehr für die Evolutionsbiologie als für die funktionale Biologie – sind die meisten großen Fortschritte der Einführung neuer Begriffe oder der Verbesserung bestehender Begriffe zu verdanken gewesen. Zu einem Verständnis der Welt gelangen wir wirksamer durch Verbesserung unserer Vorstellungen und Konzepte als durch die Entdeckung neuer Fakten, obgleich sich dies nicht gegenseitig ausschließt.

Lassen Sie mich dies anhand von ein oder zwei Beispielen erläutern. Bereits vor Mendel hatten die Pflanzenzüchter schon viele Male das Verhältnis 3 : 1 entdeckt. Sogar Darwin war beim Züchten seiner Pflanzen auf eine Vielzahl solcher 3 : 1-Verhältnisse gestoßen. Dennoch war dies ohne tiefere Bedeutung, solange Mendel nicht die Theorien dazu aufgestellt hatte und Weismann zusätzlich Ideen einführte, die der Mendelschen Segregation noch mehr Bedeutung verliehen. Ebenso waren auch die Erscheinungen, die heute mit natürlicher Auslese erklärt werden, bereits lange vor Darwin weithin bekannt, ergaben aber keinen Sinn, solange nicht der Begriff der aus einzigartigen Individuen bestehenden Population eingeführt worden war. Dann aber gewann die natürliche Auslese einen hohen Wert als erklärendes Prinzip. Die Vorstellungen des Denkens in Populationen und der Begriff der geographischen Variation waren ihrerseits (zusammen mit dem Begriff der Isolation) die Voraussetzungen für die Entwicklung der Theorie der geographischen Speziation. Daß der Erwerb der Fortpflanzungsisolation eine entscheidende Komponente im Artbildungsprozeß darstellt, wurde erst nach Klärung des Begriffs der Isolationsmechanismen in seinem ganzen Ausmaß erkannt. Und welche Rolle die Isolationsmechanismen tatsächlich spielen, blieb wiederum unverstanden, solange man geographische Schranken zu den Isolationsmechanismen zählte, wie es Dobzhansky (1937) noch tat.

Man kann fast jeden einzelnen Fortschritt herausgreifen, sei es in der Evolutionsbiologie oder in der Systematik, und zeigen, daß er nicht so sehr durch die Entdeckung neuer Fakten, sondern vielmehr durch die Einführung verbesserter Begriffe bedingt war. Für Wissenschaftshistoriker ist das nichts Neues, unter Nichtwissenschaftlern ist diese Tatsache jedoch leider viel zu wenig bekannt. Natürlich machen Entdeckungen einen wesentlichen Teil des wissenschaftlichen Fortschritts aus, und einige gegenwärtig in der Biologie bestehenden Engpässe – wie die Frage nach dem Ursprung des Lebens und die Organisation des Zentralnervensystems – sind in erster Linie durch die mangelnde Kenntnis von gewissen Grundtatsachen begründet. Dennoch ist der Beitrag, den neue Begriffe oder die mehr oder weniger radikale Umformulierung alter Begriffe leisten, ebenso wichtig wie Fakten und ihre Entdeckung und häufig sogar wichtiger. In der Evolutionsbiologie haben Begriffe wie Evolution, gemeinsame Abstammung, geographische Speziation, Isolationsmechanismen oder natürliche Auslese zu einer drastischen Neuorientierung in einem zuvor verworrenen Bereich der Biologie und zur Bildung neuer Theorien sowie zu unzähligen neuen Forschungsarbeiten geführt. Ganz unrecht haben

diejenigen nicht, die darauf beharren, der Fortschritt der Wissenschaft bestehe hauptsächlich im Fortschritt wissenschaftlicher Begriffe.

Die Verwendung von Begriffen ist natürlich nicht auf die Naturwissenschaft beschränkt, denn es gibt sie in der Kunst, in der Geschichte (und anderen Bereichen der Geisteswissenschaften), in der Philosophie, ja eigentlich bei jeder Tätigkeit des menschlichen Geistes. Welche Kriterien – außer dem, daß Begriffe verwendet werden – kann man dann also zugrundelegen, um die Naturwissenschaft von diesen anderen menschlichen Bemühungen abzugrenzen? Die Antwort auf diese Frage ist nicht so leicht, wie man erwarten könnte. Dies wird deutlich, wenn man fragt, in welchem Maße z. B. die Sozialwissenschaften Wissenschaften sind. Versuchsweise könnte man als Merkmale der Wissenschaft die Strenge ihrer Methoden, die Möglichkeit des Überprüfens oder Falsifizierens ihrer Schlußfolgerungen und die Möglichkeit der Aufstellung widerspruchsfreier „Paradigmen“ vorschlagen. Die Methode ist zwar nicht alles, was Wissenschaft ausmacht, aber sie ist einer ihrer wichtigen Aspekte, insbesondere deshalb, weil sie in den verschiedenen wissenschaftlichen Disziplinen jeweils etwas verschieden ist.

Die Methode in der Wissenschaft

Die Griechen suchten stets nach rationalen Erklärungen in der Welt der Phänomene. Wenn die Schule von Hippokrates zum Beispiel die Ursache einer Krankheit festzustellen suchte, so suchte sie diese nicht in einem göttlichen Einfluß, sondern in natürlichen Ursachen wie Klima oder Ernährung. In gleicher Weise bemühten sich die ionischen Philosophen, rationale Erklärungen für die Erscheinungen der unbelebten und lebenden Welt zu geben. Aristoteles, zweifellos der Vater der wissenschaftlichen Methode, gibt in seinen „*Analytica posteriora*“ eine derart bemerkenswerte Beschreibung davon, wie man eine wissenschaftliche Erklärung in Angriff zu nehmen habe (McKeon, 1947; Foley, 1953; Vogel, 1952), daß, wie Laudan (1977, S. 13) es etwas extrem ausdrückt, fast bis ins neunzehnte Jahrhundert hinein „die Wissenschaftsphilosophen immer noch weitgehend innerhalb der Grenzen der methodologischen Probleme arbeiteten, wie sie Aristoteles und seine Kommentatoren erörterten“. Die griechischen Philosophen, einschließlich Aristoteles, waren in erster Linie Rationalisten. Sie meinten (Empedokles ist ein typisches Beispiel dafür), sie könnten wissenschaftliche Probleme lediglich durch scharfes logisches Denken lösen, wobei sie sich gewöhnlich eines Verfahrens bedienten, das wir heute Deduktion nennen würden. Der unbezweifelbare Erfolg dieser antiken Ärzte und Philosophen bei ihren Erklärungen hatte eine Überschätzung des rein rationalen Ansatzes zur Folge, die in Descartes ihren Höhepunkt erreichte. Obgleich Descartes etwas empirische Forschung betrieb (beispielsweise seziierte er), hören sich viele Aussagen dieses Philosophen so an, als sei er davon überzeugt, daß alle Fragen lediglich durch konzentriertes Denken lösbar seien.

Die nachfolgenden Angriffe der Induktivisten und Experimentalisten gegen den Cartesianismus ließen keinen Zweifel daran, daß man der Methode in der Wissenschaft große Bedeutung beimaß. Dies trifft heute ebenso zu wie im siebzehnten Jahrhundert. Leider beharrten allzu viele Philosophen bis weit ins neunzehnte Jahrhundert hinein auf der Überzeugung, sie könnten die Rätsel des Universums durch bloßes Nachdenken und Philosophieren lösen. Wenn ihre Schlußfolgerungen sich im Widerspruch zu den

Erkenntnissen der Naturwissenschaft befanden, so bestanden einige von ihnen darauf, daß sie recht und die Naturwissenschaft unrecht hätten. Diese Haltung veranlaßte Helmholtz, sich bitter über die Arroganz der Philosophen zu beklagen. Die Reaktion einiger heutiger Philosophen auf natürliche Auslese, Relativität und Quantenmechanik zeigt, daß diese Einstellung auch heute noch nicht völlig überwunden ist.

Descartes bemühte sich, lediglich solche Schlüsse und Theorien vorzutragen, die die Gewißheit eines mathematischen Beweises hätten. Und obwohl es immer einige Andersdenkende gegeben hat, ist die Ansicht, ein Wissenschaftler habe den absoluten Beweis für alle seine Ergebnisse und Theorien vorzulegen, bis in unsere heutige Zeit hinein weit verbreitet gewesen. Sie beherrschte nicht nur die Physik, wo es häufig möglich ist, einen dem Wesen nach mathematischen Beweis vorzubringen, sondern auch die Biologie. Selbst hier sind die Folgerungen oft so schlüssig, daß sie als Beweis akzeptiert werden können, z. B. die Behauptung, daß das Blut im Körper zirkuliert oder daß eine spezielle Art von Raupe das Larvenstadium einer bestimmten Schmetterlingsart ist. Die Tatsache, daß man auch bei der gründlichsten Erforschung der Erdoberfläche keinerlei Spur lebender Dinosaurier gefunden hat, kann als Beweis dafür angesehen werden, daß diese Tiere ausgestorben sind. Bisher habe ich Tatsachen genannt, und gewöhnlich läßt sich der Beweis erbringen, ob eine Feststellung einer Tatsache entspricht oder nicht. In vielen Fällen jedoch – und vielleicht bei der Mehrheit der Schlüsse, zu denen die Biologen gelangen – ist es unmöglich, Beweise von solcher Gewißheit anzuführen (Hume, 1738). Wie sollen wir „beweisen“, daß die natürliche Auslese der richtunggebende Faktor ist, der die Evolution der Organismen lenkt?

Schließlich erkannten auch die Physiker, daß sie nicht immer absolute Beweise vorlegen können (Lakatos, 1976), und die heutige Wissenschaftstheorie verlangt dies nicht mehr. Stattdessen gibt man sich damit zufrieden, entweder die auf der Grundlage des verfügbaren Belegmaterials am wahrscheinlichsten erscheinende Hypothese als wahr anzusehen, oder aber eine solche, die mit mehr oder mit überzeugenderen Tatsachen in Einklang steht als etwa konkurrierende Hypothesen. In der Erkenntnis, daß es bei vielen wissenschaftlichen Schlüssen unmöglich ist, den absoluten Beweis anzutreten, hat der Philosoph Karl Popper stattdessen deren Falsifizierbarkeit zum Prüfstein ihrer Gültigkeit gemacht. Eine Hypothese ist falsifizierbar, wenn Effekte zumindest denkbar sind, die – wenn sie eintreten – die Hypothese widerlegen und zu einer umfassenderen Hypothese führen. Damit wird die Beweislast dem Gegner einer wissenschaftlichen Theorie zugeschoben und dementsprechend diejenige Theorie als gültig angenommen, die erfolgreich der größten Zahl und Vielfalt von Widerlegungsversuchen standgehalten hat. Poppers Methode erlaubt darüber hinaus eine saubere Abgrenzung von Wissenschaft und Nichtwissenschaft: Jede These, die im Prinzip nicht falsifizierbar ist, liegt außerhalb des Bereichs der Wissenschaft. So ist die Behauptung, es gäbe Menschen auf dem Andromedanebel keine wissenschaftliche Hypothese.

Eine These als falsch zu beweisen, ist jedoch manchmal ebenso schwierig wie das Erbringen eines positiven Beweises. Falsifikation gilt daher nicht als einziges Maß dafür, ob eine wissenschaftliche These akzeptabel ist. Wie die Wissenschaftsgeschichte zeigt, sind wissenschaftliche Theorien häufig nicht deshalb abgelehnt worden, weil sie eindeutig widerlegt wurden, sondern vielmehr deshalb, weil eine alternative neue Theorie wahrscheinlicher, einfacher oder eleganter schien. Außerdem werden verworfene Theorien häufig trotz anscheinend erfolgreicher Widerlegungen immer noch hartnäckig von einer Minderheit von Anhängern verfochten.

Die heutige Wissenschaftstheorie interpretiert Ergebnisse mit probabilistischen Methoden. Daher ist es unangebracht, von der Wahrheit oder von einem Beweis als etwas Absolutem zu sprechen. Dies ist für einige Zweige der Biologie wichtiger als für andere. Jeder Evolutionsbiologe, der schon einmal mit Laien diskutiert hat, hat die Frage zu hören bekommen: „Gibt es denn einen Beweis für die Evolution?“ Oder: „Wie beweisen Sie denn nun, daß der Mensch vom Affen abstammt?“ Er sieht sich dann erst einmal gezwungen, das Wesen des wissenschaftlichen Beweises zu erörtern.

Im Gegensatz dazu war und ist der praktisch arbeitende Wissenschaftler immer ein Pragmatiker. Er war stets verhältnismäßig glücklich mit einer Theorie, solange es keine bessere gab. Faktoren, die sich nicht erklären ließen, wurden wie ein „schwarzer Kasten“ behandelt. Darwin zum Beispiel hat dies mit dem Ursprung der genetischen Variabilität getan, einer der Hauptkomponenten seiner Theorie der natürlichen Auslese. Die Wissenschaftler haben sich niemals besonders daran gestört – und tun das auch heute nicht –, daß viele ihrer Verallgemeinerungen lediglich probabilistischer Natur sind und daß viele, wenn nicht die meisten, natürlichen Prozesse eine bemerkenswert große stochastische Komponente enthalten. Sie akzeptieren eine große Flexibilität als eins der Attribute wissenschaftlicher Theorien und sind daher bereit, zahlreiche Theorien nachzuprüfen, Elemente verschiedener Theorien miteinander zu kombinieren und manchmal sogar mehrere alternative Theorien gleichzeitig in Erwägung zu ziehen (vielfache Arbeitshypothesen), während sie nach Beweismaterial suchen, das es ihnen erlaubt, einer Theorie gegenüber den anderen den Vorzug zu geben (Chamberlin, 1890). Man darf allerdings nicht verschweigen, daß die Aufgeschlossenheit der Wissenschaftler nicht unbegrenzt ist. Wenn Theorien „fremdartig“ oder für das vorherrschende geistige Milieu ungewohnt sind, so werden sie gern ignoriert oder mit Schweigen übergangen. Dies trifft zum Beispiel, wie wir noch sehen werden, auf die Emergenztheorie und die Theorie niveau-spezifischer Eigenschaften von Hierarchien zu.

Interessanterweise befand sich Darwins Methode völlig im Einklang mit der modernen Theorie. Er erkannte, daß er niemals in der Lage sein würde, evolutionsbiologische Schlußfolgerungen mit der Sicherheit eines mathematischen Beweises vorzubringen. Stattdessen stellte er an etwa zwanzig verschiedenen Stellen in seinem Werk *Über die Entstehung der Arten* die Frage: „Läßt sich dieser spezielle Befund – ob geographische Verbreitung oder anatomische Struktur – leichter mit einem speziellen Schöpfungsakt oder mit evolutionärem Opportunismus erklären?“ Beharrlich bestand er darauf, daß die zweite Alternative wahrscheinlicher ist. Darwin nahm viele der wichtigsten Lehrsätze der gegenwärtigen Wissenschaftsphilosophie voraus. Obwohl sich die Wissenschaftler heute allgemein zu der probabilistischen Interpretation der wissenschaftlichen Wahrheit bekennen, ja, die völlige Unmöglichkeit eingestehen, die Mehrzahl ihrer Schlüsse mit mathematischer Beweissicherheit nachzuweisen, ist diese neue Einsicht vielen Nichtwissenschaftlern immer noch unbekannt. Es wäre zu wünschen, daß diese neue Vorstellung von wissenschaftlicher Wahrheit in viel stärkerem Maße zu einem Bestandteil des wissenschaftlichen Unterrichts gemacht würde.

Manches weist aber darauf hin, daß man der Wahl der Methode übertrieben viel Bedeutung zugeschrieben hat. In diesem Punkt stimme ich Koyré zu (1965), nach dessen Ansicht „die abstrakte Methode für die konkrete Entwicklung des wissenschaftlichen Denkens von relativ geringer Bedeutung ist.“ Goodfield (1974) konnte unter Physiologen keinen Unterschied zwischen Reduktionisten und Anti-Reduktionisten in bezug auf wissenschaftlichen Erfolg und Theorienbildung feststellen. Gleichmaßen haben auch

Kuhn und andere die Bedeutung der Methodenwahl als geringfügig hingestellt. Bei ihrer eigentlichen Forschungstätigkeit wechseln die Wissenschaftler häufig ab zwischen einer Phase, in der sie Material sammeln oder rein deskriptiv oder klassifizierend arbeiten, und einer anderen, in der sie Thesen aufstellen oder Theorien nachprüfen.

Induktion

Jahrhundertlang hat man darüber diskutiert, welcher Methode größeres Verdienst zukomme, der induktiven oder der deduktiven (Medawar, 1967). Inzwischen hat sich gezeigt, daß diese Diskussion relativ irrelevant ist. Der Vertreter der Induktion behauptet, ein Wissenschaftler könne durch einfaches Aufzeichnen, Messen und Beschreiben dessen, was er vorfindet, zu objektiven, vorurteilsfreien Schlußfolgerungen gelangen, ohne zuvor irgendwelche Hypothesen oder vorgefaßte Erwartungen zu haben. Francis Bacon (1561–1626) war der wichtigste Verfechter der induktiven Methode, obwohl er selbst bei seiner Arbeit sie niemals konsequent anwandte. Darwin, der sich damit brüstete, er folge „der wahren Baconschen Methode“, war alles andere als ein Induktionist. Ja, er machte sich sogar über diese Methode lustig, sagte er doch, wenn man an sie glaube, so „könne man genausogut in eine Kiesgrube gehen und die Kieselsteine zählen oder ihre Farben beschreiben“. Dennoch ist Darwin in der philosophischen Literatur oft als Anhänger des Induktionismus eingestuft worden. Die induktive Methode erfreute sich im 18. und 19. Jahrhundert großer Beliebtheit, aber wir wissen heute, daß ein rein induktiver Ansatz recht steril ist. Veranschaulichen läßt sich dies am Beispiel des Pflanzenzüchters Gärtner, der geduldig Zehntausende von Kreuzungen durchführte und aufschrieb, ohne je zu einer Verallgemeinerung zu gelangen. Liebig (1863) war der erste prominente Wissenschaftler, der die Baconsche Induktion ablehnte und überzeugend argumentierte, kein Wissenschaftler habe je die in Bacons *Novum Organon* beschriebene Methode angewandt – und könne dies auch niemals. Liebig's scharfe Kritik führte zum Ende der Herrschaft der induktiven Methode (Laudan, 1968).

Hypothetisch-deduktive Methode

Immer bewußter begann man, sich anstelle der induktiven der sogenannten hypothetisch-deduktiven Methode zu bedienen [2]: Der erste Schritt besteht darin, eine Hypothese aufzustellen, zu „spekulieren“, wie Darwin es nannte. Der zweite Schritt ist dann das Experiment oder das Sammeln von Beobachtungen zum Nachprüfen dieser Hypothese. Wie Darwin diese Methode angewandt hat, ist von Ghiselin (1969), Hull (1973) und Ruse (1975b) ausgezeichnet beschrieben worden. Die Methode enthält ein starkes Element gesunden Menschenverstandes. Implizite ist sie bereits in der aristotelischen Methode und mit Sicherheit in einem Großteil der Anwendungen der sogenannten deduktiven Methode von Descartes und seinen Anhängern enthalten gewesen. Wenn auch während der Herrschaft des Induktionismus im 18. Jahrhundert vorübergehend in den Schatten gedrängt, wurde die hypothetisch-deduktive Methode im 19. Jahrhundert zur vorherrschenden Methode der Wissenschaft.

Ihre weite Verbreitung beruht darauf, daß sie zwei große Vorteile besitzt. Erstens paßt sie nahtlos zu der sich immer weiter ausbreitenden Überzeugung, daß es keine absolute Wahrheit gibt und daß unsere Schlußfolgerungen und Theorien der fortwähren-

den Überprüfung bedürfen. Zweitens ermutigt sie im Zusammenhang mit dem heutigen Relativismus dazu, ständig neue Theorien aufzustellen und nach neuen Betrachtungen und Experimenten zu suchen, mit denen neue Hypothesen entweder bestätigt oder widerlegt werden. Sie läßt die Wissenschaft flexibler und kühner werden und hat einigen wissenschaftlichen Streitfragen etwas von ihrer Schärfe genommen, da es nicht mehr um den Sieg im Kampf um die letzte Wahrheit geht.

Allerdings läßt sich darüber streiten, in welchem Umfang die hypothetisch-deduktive Methode von den Wissenschaftlern tatsächlich angewandt wird. Wie Collingwood (1939) sehr richtig festgestellt hat, ist eine Hypothese immer der Versuch einer Antwort auf eine Frage, und das Stellen einer Frage wiederum ist tatsächlich der erste Schritt zu einer Theorie. Die Geschichte der Wissenschaft kennt eine Unzahl von Fällen, in denen ein Forscher im Besitz sämtlicher wichtiger Fakten für eine neue Theorie war, es aber einfach versäumt hat, die richtige Frage zu stellen. Bejaht man die Bedeutung des Fragestellens, so wirft dies allerdings sofort neue Zweifel auf: Erstens einmal, warum wurde die Frage gestellt? Die Antwort darauf muß lauten: Weil ein Wissenschaftler etwas beobachtet hat, das er nicht verstand, oder etwas, dessen Ursprung ihm rätselhaft war, oder weil er auf scheinbar widersprüchliche Erscheinungen gestoßen war, und den Widerspruch klären wollte. Mit anderen Worten: Anlaß zum Fragestellen war die Beobachtung von Fakten.

Die Gegner der induktiven Methode haben völlig recht, wenn sie behaupten, daß Fakten von sich aus niemals zu einer Theorie führen. Der schöpferische Geist ist, wie Schopenhauer es ausgedrückt hat, in der Lage, „etwas zu denken, das niemand zuvor gedacht hat, wenn er etwas sieht, was jeder sieht.“ Somit ist die Vorstellungskraft, die Phantasie, letzten Endes die wichtigste Voraussetzung für den wissenschaftlichen Fortschritt.

Im wesentlichen entspricht die hypothetisch-deduktive Methode also der modernen wissenschaftlichen Methode der Entdeckung, obgleich Beobachten und Fragestellen stets dem Aufstellen einer provisorischen Hypothese vorausgehen.

Experiment versus Vergleich

Der Unterschied zwischen physikalischer und biologischer Forschung ist nicht, wie oft behauptet wird, ein Unterschied in der Methode. Das Experiment zum Beispiel ist keineswegs auf die exakten Wissenschaften beschränkt, vielmehr stellt es eine wichtige Methode der Biologie dar, insbesondere der funktionalen Biologie (siehe unten). Beobachtung und Klassifikation sind ohne Zweifel in der Biologie wichtiger als in der Physik, aber es liegt auf der Hand, daß sie in solchen Zweigen der exakten Wissenschaften wie der Geologie, Meteorologie und Astronomie die vorherrschenden Methoden sind. Die Analyse ist, wie wir noch sehen werden, in den exakten Wissenschaften von gleichgroßer Bedeutung wie in der Biologie.

In wissenschaftsphilosophischen Werken, die aus der Feder von Physikern stammen, wird das Experiment häufig als *die* Methode der Naturwissenschaft bezeichnet [3]. Das ist nicht richtig, denn in manchen naturwissenschaftlichen Gebieten, wie etwa der Evolutionsbiologie und der Ozeanographie, sind andere, streng wissenschaftliche Methoden von großer Bedeutung. Jeder Zweig der Wissenschaft erfordert seine eigenen, ihm angemessenen Methoden. Für Galilei, den Erforscher der Mechanik, waren Messen

und Quantifizieren von allergrößter Bedeutung. Für Aristoteles, der sich mit lebenden Systemen und der Vielfalt der Organismen befaßte, waren die Analyse der Vorgänge, die wir heute als teleonomische Prozesse bezeichnen, sowie das Aufstellen von Kategorien die bevorzugten Methoden. In der Physiologie und anderen funktionalen Wissenschaften ist der experimentelle Ansatz nicht nur eine geeignete Methode, sondern auch nahezu die einzige, die zu Resultaten führt.

Die meisten Autoren, die sich mit der Geschichte der Naturwissenschaften befassen, legen eine außerordentliche Unkenntnis an den Tag, wenn sie andere Methoden als die experimentellen erörtern. Morgan (1926) ist ein gutes Beispiel für die Arroganz der Experimentalisten, sprach er doch z. B. den Paläontologen jede Kompetenz der Theoriebildung ab: „Mein guter Freund, der Paläontologe [er bezog sich dabei zweifellos auf H. F. Osborn] befindet sich in größerer Gefahr, als ihm bewußt ist, sobald er die Beschreibung verläßt und eine Erklärung versucht. Er hat keine Möglichkeit, seine Spekulationen zu überprüfen . . . und der Genetiker sagt [wenn er die Lücken in den Fossilienreihen betrachtet] zu dem Paläontologen: Da du nicht weißt, und bei der Natur der Sache auch niemals wissen kannst, ob die Unterschiede, die du feststellst, einer einzigen Veränderung [einer einzigen Mutation] oder aber tausend Veränderungen zu verdanken sind, so kannst du uns nichts Sicheres über die Erbeinheiten sagen, die den Evolutionsprozeß gebildet haben.“ Als ob der Paläontologe aus seinem Material nicht durchaus gültige Schlüsse ableiten könnte, Schlüsse, die sich auf vielerlei Weise nachprüfen lassen. Abgesehen davon ist es irreführend, die Dinge so darzustellen, als sei experimentelles Arbeiten niemals deskriptiv. Der experimentell arbeitende Wissenschaftler, wenn er über die Resultate seiner Experimente berichtet, beschreibt ebenso wie der Naturbeobachter seine Beobachtungen. Beobachten ist zweifellos eine Alternative zum Experimentieren. Und in vielen Wissenschaftszweigen hängt der Fortschritt von Beobachtungen ab, die durchgeführt werden, um sorgfältig gestellte Fragen zu beantworten. Die moderne Evolutionsbiologie, Verhaltensforschung und Ökologie haben überzeugend bewiesen, daß diese weitgehend beobachtenden Wissenschaften alles andere als deskriptiv sind. Tatsächlich sind viele Arbeiten über Experimente, die ohne geeignete Fragestellung ausgeführt wurden (wovon es leider bei weitem zu viele gibt!), weit stärker deskriptiv als die Mehrheit der nicht-experimentellen Arbeiten in der Evolutionsbiologie.

Doch bloße Beobachtung ist nicht genug. Erst im späten 18. Jahrhundert wurde eine Methode zum ersten Mal ernsthaft angewandt, die für das Studium der Diversität besonders geeignet ist, nämlich die vergleichende Methode. Obwohl es einige Vorläufer gab, war Cuvier ohne jede Frage der erste große Vertreter des vergleichenden Ansatzes (siehe Kap. 4). Die Anwendung der vergleichenden Methode setzt, was häufig übersehen wird, eine Klassifikation der zu vergleichenden Elemente voraus. Ja, der Erfolg der vergleichenden Analyse hängt in hohem Maße von der Güte der vorausgehenden Klassifikation ab. Umgekehrt führen beim Vergleich festgestellte Nichtübereinstimmungen häufig zu einer besseren Klassifikation der Phänomene. Eine derartige gegenseitige Beeinflussung von zwei Methoden ist für viele Zweige der Wissenschaft kennzeichnend und bedeutet keineswegs, daß man sich im Kreis bewegt (Hull, 1967).

Der Unterschied zwischen der experimentellen und der vergleichenden Methode ist nicht so groß, wie es auf den ersten Blick scheinen mag. Bei beiden Methoden werden Daten gesammelt, und bei beiden spielt die Beobachtung eine entscheidende Rolle (obgleich der Experimentator gewöhnlich nicht erwähnt, daß seine Ergebnisse der Beobachtung der durchgeführten Experimente zu verdanken sind). Bei den sogenannten

beobachtenden Wissenschaften studiert der Beobachter Experimente der Natur. Der Hauptunterschied zwischen den beiden Gruppen von Beobachtungen liegt darin, daß man beim künstlichen Experiment die Bedingungen wählen kann und somit in der Lage ist, die das Ergebnis bestimmenden Faktoren einzeln nachzuprüfen. Bei einem Experiment der Natur, ob es sich dabei nun um ein Erdbeben oder um den Ursprung einer Inselfauna handelt, ist es unsere Hauptaufgabe, die Bedingungen zu erschließen oder zu rekonstruieren, unter denen dieses Experiment der Natur stattgefunden hat. Bei der Suche nach der richtigen Faktorenkonstellation ist es bei einer „kontrollierten“ Beobachtung manchmal fast möglich, die Zuverlässigkeit eines kontrollierten Experiments zu erreichen. Wie Pantin (1968, S. 17) feststellte: „In der Astronomie, in der Geologie und auch in der Biologie kann die Beobachtung von Naturereignissen zu ausgewählten Zeiten und an ausgewählten Orten gelegentlich Erkenntnisse liefern, die für das Ziehen von Schlußfolgerungen ebenso völlig ausreichen wie experimentell erzielte Daten.“

Es ist vor allem auch deshalb wichtig, die wissenschaftliche Legitimität der beobachtend-vergleichenden Methode zu unterstreichen, weil experimentelle Methoden auf viele wissenschaftliche Probleme nicht anwendbar sind. Die auf die vergleichende Methode angewiesenen Wissenschaftszweige sind keineswegs zweitrangig, obgleich einige Physiker das Gegenteil behaupten. E. B. Wilson, ein Weiser unter den Wissenschaftlern, drückte es vor langer Zeit so aus: „Die Experimente, die wir in unseren Laboratorien durchführen, ergänzen lediglich diejenigen Experimente, die in der Natur stattgefunden haben und immer in der Natur stattfinden, und ihre Resultate müssen in dasselbe Gewebe eingepaßt werden.“ Wilson widersprach beharrlich allen Stimmen, die behaupteten, der Fortschritt in der Biologie könne „allein durch das Experiment“ erreicht werden. Beobachtung führte zur Entdeckung fremder Faunen und Floren und wurde zur Grundlage der Biogeographie; Beobachtung offenbarte die Vielfalt der organischen Natur und führte zur Aufstellung des Linnaeischen Systems und der Theorie der gemeinsamen Abstammung; Beobachtung führte zur Gründung der Ethologie und Ökologie. Das Beobachten hat in der Biologie wahrscheinlich mehr Einsichten hervorgebracht als alle Experimente zusammen.

Die Stellung der Biologie innerhalb der Naturwissenschaft

Der Mythologie oder Religion gegenüber zeigt die Wissenschaft eine geschlossene Front. Ungeachtet mannigfaltiger Unterschiede, ist allen Wissenschaften das Bemühen gemein, die Welt zu verstehen. Die Wissenschaft will erklären, will verallgemeinern, will die Ursachen von Dingen, Ereignissen und Prozessen bestimmen. In diesem Ausmaß zumindest besteht eine Einheit der Wissenschaft (Causey, 1977).

Aus dieser Feststellung wird häufig gefolgert, was für die eine Wissenschaft (etwa die Physik) gelte, müsse in gleicher Weise auch für alle anderen Wissenschaften zutreffen. Um ein Beispiel zu nennen: In meinem Bücherschrank dürften etwa sechs oder sieben Bände stehen, deren Autoren alle behaupten, sie behandelten die „Philosophie der Wissenschaft“, die sich aber tatsächlich alle nur mit der Philosophie der exakten Wissenschaften befassen. Die Wissenschaftsphilosophen – die meisten aus der Physik kommend – gründeten ihre Behandlung der Philosophie und Methode der Wissenschaft bedauerlicherweise fast ausschließlich auf die Physik und verwandte Naturwissenschaften. Solche Abhandlungen sind sehr unvollständig, versäumen sie es doch, das reiche

Feld der Erscheinungen und Prozesse abzudecken, das wir in der Welt der lebenden Organismen finden. Wenn Philosophen und Geisteswissenschaftler die „Naturwissenschaft“ beschreiben oder kritisieren, so denken sie dabei fast ausnahmslos an die Physik (oder sogar Technik). Historiker, die von der Revolution der Wissenschaft sprechen, die in erster Linie eine Revolution der Mechanik war, gehen allzu oft stillschweigend davon aus, daß diese Revolution in gleicher Weise auch die Biologie erfaßt.

Die wichtigen Unterschiede zwischen Biologie und exakten Wissenschaften werden allzuoft übersehen. Für die meisten Physiker scheint es absolut sicher zu sein, daß die Physik das Paradigma der Wissenschaft ist; sobald man die Physik verstehe, könne man auch jede andere Wissenschaft begreifen, einschließlich der Biologie. Die „Arroganz der Physiker“ (Hull, 1973) ist unter den Wissenschaftlern sprichwörtlich geworden. Der Physiker Ernst Rutherford beispielsweise nannte die Biologie „Briefmarkensammeln“. Selbst V. Weisskopf, ein relativ unvoreingenommener Physiker, hat sich vor kurzem so weit vergessen, zu behaupten, „die wissenschaftliche Weltsicht beruht auf den großen Entdeckungen des 19. Jahrhunderts über die Natur der Elektrizität und Wärme und die Existenz von Atomen und Molekülen“ (1977, S.405), als ob Darwin, Bernard, Mendel und Freud (ganz zu schweigen von Hunderten anderer Biologen) nicht einen gewaltigen Beitrag zu unserer wissenschaftlichen Weltsicht geleistet hätten, vielleicht sogar einen größeren als die Physiker.

Als Gegengewicht zu dieser Haltung ist es manchmal lohnend oder sogar notwendig, die Pluralität der Wissenschaft zu betonen. Allzu häufig setzt man Newton und die Naturgesetze gleich Naturwissenschaft. Ein Blick auf die geistige Szene des 16., 17. und 18. Jahrhunderts zeigt, daß außer der Newtonschen noch mehrere andere Traditionen bestanden, die ganz und gar nicht das Geringste miteinander oder mit der Mechanik zu tun hatten. Die Botanik der Autoren der Kräuterbücher, die großartigen Tafeln in Vesalius' Anatomie, die überall vorhandenen Naturalien-Kabinette, die großen Forschungsreisen, die *jardins des plantes*, die Tierschauen – was hatte all dies mit Newton zu tun? Und doch inspirierte gerade diese andere Naturwissenschaft Rousseaus Romantik und die These vom edlen Naturmenschen.

Erst in den jüngsten Jahren ist deutlich geworden, wie naiv und irreführend die Annahme von der Wesensgleichheit von Physik und Biologie ist. Der Physiker C.F. von Weizsäcker (1971) räumt ein, daß die konventionelle physikalische Erklärung „und die abstrakte mathematische Form, in die sie gekleidet ist, unser Bedürfnis nach einem wirklichen Verständnis der Natur nicht befriedigt. Außerdem sind die großen Gruppen von Wissenschaften nicht mehr durch eine gemeinsame Weltsicht vereint ... Der Physiker findet eine autonome Biologie vor.“

Das Studium biologischer Phänomene führt somit zu der berechtigten Frage: Wie weit sind Methodologie und begrifflicher Rahmen der exakten Wissenschaften geeignete Modelle für die Biologie? Diese Frage betrifft nicht nur solche eher speziellen Probleme wie die Frage des „Bewußtseins“ oder des „Geistes“, sondern jede biologische Erscheinung oder jeden biologischen Begriff, wie Population, Art, Adaptation, Verdauung, Auslese, Konkurrenz und dergleichen. Gibt es in den exakten Wissenschaften irgendwelche Äquivalente zu diesen biologischen Phänomenen und Begriffen?

Nirgendwo tritt der Unterschied zwischen verschiedenen Wissenschaften auffälliger zutage als bei ihren philosophischen Anwendungen. Viele Philosophen haben betont, daß es keine vorstellbare Verbindung zwischen Physik und Ethik gäbe. Dagegen ist offensichtlich durchaus ein Potential für eine Verbindung zwischen Biologie und Ethik

vorhanden: Der Sozialspencerianismus ist ein Beispiel dafür, die Eugenik ein anderes. Die Behauptung des Physikers, daß es für die Physik keinen Zusammenhang mit der Ethik gäbe, hat eine gewisse Richtigkeit (allerdings denke man an die Kernphysik!). Wenn er jedoch proklamiert, es gäbe keine Verbindung zwischen „Naturwissenschaft“ und Ethik, so zeugt das von provinzierlicher Engstirnigkeit. Politische Ideologien haben bei weitem mehr Interesse an der Biologie als an der Physik. Der Lysenkoismus und die *tabula rasa*-Lehren des Behaviorismus (und seiner marxistischen Anhänger) sind nur einige Beispiele. Aus all diesen Gründen ist es falsch, von der Philosophie der Naturwissenschaft zu sprechen, wenn man die Philosophie der Physik meint.

Die Überzeugung vieler Physiker und anderer Naturwissenschaftler, alle biologischen Erkenntnisse ließen sich auf die Gesetze der Physik reduzieren, hat viele Biologen – sozusagen in Selbstverteidigung – dazu veranlaßt, für die Autonomie der Biologie einzutreten. Obwohl diese Emanzipationsbewegung der Biologen selbstverständlich auf beträchtlichen Widerstand nicht nur seitens der Physiker, sondern auch seitens der essentialistischen Philosophen stieß, hat sie in den letzten Jahrzehnten stetig an Stärke zugenommen. Eine leidenschaftslose Erörterung der Frage, ob die Prinzipien, Theorien und Gesetze der Physik alle Phänomene der Biologie erklären können, oder ob die Biologie, wenigstens zum Teil, als eine autonome Wissenschaft zu gelten hat, ist durch eine offensichtliche Rivalität – ja sogar gegenseitige Feindseligkeit – der Wissenschaften, und zwar sowohl innerhalb der Physik sowie der Biologie als auch zwischen diesen beiden Disziplinen, sehr erschwert worden. Zahlreiche Versuche wurden gemacht (z. B. Comte), den Wissenschaften eine Rangordnung zu geben, wobei die Mathematik (insbesondere die Geometrie) zur Königin der Wissenschaften ernannt wurde. Die Rivalität zeigt sich deutlich in der Konkurrenz um Ehrungen wie Nobelpreise, um Universitäts- und Staatshaushalten, um die Stellung in der Gesellschaft und allgemein um das Ansehen bei Nichtwissenschaftlern.

Diese Darstellung könnte den Eindruck erwecken, als plädierte ich ebenfalls für eine völlige Autonomie der Biologie, mit anderen Worten, als wollte ich die Idee von der Einheit der Wissenschaft radikal aufgeben und sie durch die Idee zweier getrennter Wissenschaften ersetzen, den exakten und den biologischen Wissenschaften. Doch das ist keineswegs meine Absicht. Ich möchte lediglich geltend machen, daß die Physik kein geeigneter Maßstab für die Bewertung der Naturwissenschaft ist. Sie ist für diese Rolle sogar höchst ungeeignet, da, wie der Physiker Eugene Wigner sehr richtig festgestellt hat, „die heutige Physik sich mit einem Grenzfall befaßt“. Unter Anwendung einer Analogie kann man sagen, die Physik entspreche der euklidischen Geometrie, die der Grenzfall aller Geometrien (einschließlich der nicht-euklidischen) ist. Niemand hat diese Situation treffender beschrieben als G. G. Simpson (1964b, S. 106–107): „Darauf zu bestehen, daß das Studium der lebenden Welt zusätzliche Prinzipien außer denen der Physik erfordert, bedeutet keine dualistische oder vitalistische Auffassung der Natur. Das Leben wird dadurch nicht zwangsläufig als nicht-physikalisch oder nicht-materiell angesehen. Es ist einfach so, daß die Lebewesen seit Milliarden von Jahren durch geschichtliche Prozesse beeinflußt worden sind. Das Ergebnis dieser Prozesse sind qualitativ von allen nichtlebenden Systemen verschiedene und fast unvergleichlich kompliziertere Systeme. Daraus folgt nicht zwangsläufig, daß sie darum ihrer Natur nach auch nur im geringsten weniger materiell oder weniger physikalisch sind. Der springende Punkt ist, daß *alle* bekannten materiellen Prozesse und erklärenden Prinzipien auf die Organismen zutreffen, während nur eine begrenzte Zahl von ihnen für nicht-materielle Systeme

gilt. Die Biologie ist dann also die Wissenschaft, die sich im Herzen aller Wissenschaft befindet. Und hier in dieser Disziplin, in der die Prinzipien aller Wissenschaften verkörpert sind, kann die Wissenschaft wahrhaft vereinigt werden.“

Die Einsicht, daß wir es in der Biologie mit Erscheinungen zu tun haben, die bei unbelebten Objekten unbekannt sind, ist keineswegs neu. Seit Aristoteles ist die Geschichte der Wissenschaft eine Geschichte der Bemühungen gewesen, die Autonomie der Biologie geltend zu machen, wie auch der Versuche, gegen den Strom oberflächlicher mechanistisch-quantitativer Erklärungen anzukämpfen. Doch jedesmal, wenn Naturbeobachter und andere Biologen wie auch einige Philosophen die Bedeutung von Qualität, Einzigartigkeit und Geschichte in der Biologie betonten, wurden ihre Bemühungen ins Lächerliche gezogen und einfach als „schlechte Wissenschaft“ beiseitegelegt. Dieses Los widerfuhr sogar Kant, der in seiner *Kritik der Urteilskraft* (1790) überzeugend argumentierte, die Biologie unterscheide sich von der Physik, und lebende Organismen unterschieden sich von unbelebten Objekten [4]. Leider wurden solche Versuche häufig als Vitalismus und somit als außerhalb der Grenzen der Wissenschaft liegend abgetan. Erst in der jüngsten Generation, d. h. nach der endgültigen Absage an jeden echten Vitalismus, beginnt man die Forderungen nach Autonomie der Biologie ernst zu nehmen.

Es zeigt sich immer deutlicher, daß es uns nicht möglich sein wird, allgemein gültige Feststellungen über die Wissenschaft im allgemeinen zu treffen, bevor wir nicht die verschiedenen Wissenschaften miteinander verglichen und ihre Gemeinsamkeiten und Unterschiede herauskristallisiert haben.

Wie und warum ist die Biologie verschieden?

Das Wort „Biologie“ ist eine Schöpfung des 19. Jahrhunderts. Vorher gab es keine solche Wissenschaft. Als Bacon, Descartes, Leibniz und Kant über Wissenschaft und Methode schrieben, existierte Biologie als solche noch nicht, man kannte lediglich Medizin (einschließlich Anatomie und Physiologie), Naturgeschichte und Botanik (ein ziemliches Gemisch). Anatomie, d. h. das Sezieren des menschlichen Körpers, war bis weit in das 18. Jahrhundert hinein ein Zweig der Medizin, und auch Botanik wurde in erster Linie von Ärzten betrieben, die sich für Heilkräuter interessierten. Die Naturgeschichte der Tiere wurde hauptsächlich als Teil der Naturtheologie erforscht, um den Gottesbeweis zu untermauern. Die Revolution in der Physik und verwandten Naturwissenschaften hatte die Biologie praktisch unberührt gelassen. Die wichtigsten Innovationen im biologischen Denken fanden erst im 19. und 20. Jahrhundert statt. Es überrascht daher keineswegs, daß sich die Wissenschaftsphilosophie, als sie sich im 17. und 18. Jahrhundert herausbildete, ausschließlich auf die Physik gründete, und es später sehr schwierig gewesen ist, sie derart umzugestalten, daß sie auch die Biologie miteinschließt. Erst in den letzten Jahrzehnten haben mehrere Philosophen (u. a. Scriven, Beckner, Hull und Campbell) die Unterschiede zwischen Biologie und Physik und verwandten Naturwissenschaften zu definieren versucht (Ayala, 1968). Das Nachdenken über dieses Problem ist noch derart neu, daß man nur provisorische Feststellungen treffen kann. Die folgende Erörterung dient mehr dem Zweck, das Wesen des Problems zu umreißen als definitive Lösungen zu liefern.

Gesetze in der Physik und in der Biologie

In der exakten Wissenschaft spielen Gesetze eine wichtige erklärende Rolle. Ein Geschehnis gilt als erklärt, wenn sich zeigen läßt, daß es durch besondere ursächliche Faktoren bedingt ist, die mit allgemeinen Gesetzen vereinbar sind. Einige Philosophen haben die Aufstellung von Gesetzen als das diagnostische Kriterion der Wissenschaft bezeichnet. Man betrachtet diese Gesetze als strikt deterministisch, geht also davon aus, daß sie präzise Voraussagen erlauben.

In den letzten Jahren ist die Frage aufgeworfen worden, ob Gesetze in der Biologie ebenso wichtig sind, wie sie es in der Physik zu sein scheinen. Einige Philosophen, wie Smart (1963; 1968), sind so weit gegangen, zu leugnen, daß es in der Biologie überhaupt universelle Gesetze gibt, wie sie für die Physik charakteristisch sind. Andere Philosophen, wie Ruse (1973) und in geringerem Maße auch Hull (1974), haben die Existenz biologischer Gesetze mit Nachdruck verteidigt. Die Biologen haben dieser Diskussion allerdings praktisch keinerlei Aufmerksamkeit geschenkt, was darauf schließen läßt, daß diese Frage für den praktizierenden Biologen von geringer Bedeutung ist.

Blickt man auf die Geschichte der Biologie zurück, so stellt man fest, daß im 19. Jahrhundert Autoren wie Lamarck, Agassiz, Darwin, Haeckel, Cope und die meisten ihrer Zeitgenossen sich häufig auf Gesetze bezogen. Wenn man jedoch ein modernes Lehrbuch, gleichgültig für welchen Zweig der Biologie, durchblättert, so findet man den Ausdruck „Gesetz“ vielleicht nicht einmal ein einziges Mal. Das heißt nicht, daß es in der Biologie keine Regelmäßigkeiten gibt; es bedeutet lediglich, daß sie entweder zu offenkundig sind, um erwähnt zu werden, oder aber zu trivial sind. Dies läßt sich gut an den hundert Evolutions„gesetzen“ erläutern, wie Rensch sie aufzählt (1968, S. 109–114). Sie beziehen sich alle auf adaptive Trends, wie sie von der natürlichen Auslese hervorgebracht werden. Bei einem Großteil von ihnen gibt es gelegentliche oder häufige Ausnahmen, und es sind lediglich „Regeln“, keine universellen Gesetze. Sie haben erklärenden Wert, soweit sie vergangene Ereignisse betreffen, aber keine voraussagende Bedeutung, außer im statistischen (probabilistischen) Sinne. Wenn ich sage: „Ein männlicher Singvogel mit Revier hat eine Chance von 98,7% (oder wie immer die korrekte Zahl lauten mag), einen Eindringling siegreich zu vertreiben“, so kann ich kaum behaupten, ein Gesetz aufgestellt zu haben. Wenn die Molekularbiologen sagen, daß Proteine keine Information zurück in Nukleinsäuren übersetzen, so ist das in ihren Augen eine Tatsache und kein Gesetz.

Verallgemeinerungen in der Biologie sind fast ausschließlich probabilistischer Natur. Mit den Worten eines Witzbolds ausgedrückt, gibt es in der Biologie überhaupt nur einziges allgemeines Gesetz, nämlich: „Kein biologisches Gesetz ohne Ausnahme!“ Diese probabilistische Auffassung steht in krassem Gegensatz zu der während der Anfänge der wissenschaftlichen Revolution geltenden Ansicht, derzufolge die Kausalität in der Natur von Gesetzen geregelt wird, die sich in mathematischer Form ausdrücken lassen. Tatsächlich scheint diese Idee von Pythagoras zu stammen. Sie ist, insbesondere in der Physik, bis zum heutigen Tag vorherrschend geblieben. Immer wieder ist die mathematische Methodik zur Grundlage einer umfassenden Philosophie gemacht worden, hat aber in der Hand der verschiedenen Autoren sehr unterschiedliche Gestalt angenommen. Bei Platon hat sie den Essentialismus entstehen lassen, bei Galilei ein mechanistisches Weltbild und bei Descartes die deduktive Methode. Alle drei Philosophen hatten einen tiefgreifenden Einfluß auf die Biologie.

Platons Denken war das eines Gelehrten, der sich mit Geometrie beschäftigt: Ein Dreieck, gleichgültig, welches die Kombination seiner Winkel, hat immer die *Form* eines Dreiecks und ist somit diskontinuierlich anders als ein Viereck oder ein anderes Vieleck. Analog dazu war die veränderliche Welt der Phänomene für Platon nichts anderes als die Widerspiegelung einer begrenzten Zahl von beständigen und unveränderlichen Formen, *eide* (wie er sie nannte) oder *Wesenheiten* (*Essenzen*), wie sie von den Thomisten im Mittelalter genannt wurden. Diese Wesenheiten sind das, was auf dieser Welt wirklich und wichtig ist. Als Ideen können sie unabhängig von allen Objekten bestehen. Besonders Gewicht legen die Essentialisten auf Konstanz und Diskontinuität. Variation entsteht für sie durch unvollkommene Manifestation der zugrundeliegenden Essenzen. Diese Vorstellung war die Grundlage nicht nur für den Realismus der Thomisten, sondern auch für den sogenannten Idealismus oder für den Positivismus späterer Philosophen bis ins 20. Jahrhundert hinein. Whitehead, der eine sonderbare Mischung von Mathematiker und Mystiker war (vielleicht sollte man ihn Pythagoreer nennen), sagte einmal: „Die treffendste allgemeine Beschreibung der europäischen philosophischen Tradition ist, daß sie aus einer Reihe von Fußnoten zu Platon besteht.“ Diese Behauptung, soweit sie überhaupt wahr ist, war zweifellos als Lob gemeint, bedeutete in Wirklichkeit jedoch eine Verurteilung, denn eigentlich besagt sie, daß die europäische Philosophie während all der Jahrhunderte nicht in der Lage war, sich aus der Zwangsjacke des platonischen Essentialismus zu befreien. Der Essentialismus mit seiner Betonung von Diskontinuität, Konstanz und typischen Werten („Typologie“) beherrschte das abendländische Denken in einem Ausmaß, das von den Ideengeschichtlern immer noch nicht in vollem Umfang gewürdigt wird. Darwin, einer der ersten Denker, der den Essentialismus (wenigstens zum Teil) ablehnte, wurde von den zeitgenössischen Philosophen (die alle Essentialisten waren) überhaupt nicht verstanden, und seine These von der Evolution durch natürliche Selektion daher als unannehmbar befunden. In essentialistischer Sicht ist eine echte Veränderung nur durch saltationistische, sprunghafte Entstehung neuer Wesenheiten möglich. Da die Evolution, wie Darwin sie erklärt, zwangsläufig allmählich, in fast unmerklichen Schritten erfolgt, ist sie mit dem Essentialismus absolut unvereinbar. Andererseits aber paßte die Philosophie des Essentialismus gut mit dem Denken der Physiker zusammen, deren „Klassen“ aus identischen Entitäten (Einheiten) bestehen, gleichgültig, ob es sich dabei um Natriumatome, Protonen oder P-Mesonen handelt.

Auch für Galilei war die Geometrie der Schlüssel zum Verständnis der Naturgesetze. Doch wandte er sie weitaus mathematischer an als Platon: „Die Philosophie steht in diesem großartigen Buch, dem Universum, geschrieben, das aufgeschlagen vor unseren Augen liegt. Aber das Buch läßt sich nicht verstehen, solange man nicht zuerst die Sprache, in der es gedruckt ist, verstehen, und die Buchstaben lesen lernt. Es ist in der Sprache der Mathematik geschrieben, und seine Schriftzeichen sind Dreiecke, Kreise und andere geometrische Figuren, ohne die es menschenunmöglich ist, auch nur ein einziges Wort des Buches zu verstehen; ohne diese irrt man in einem dunklen Labyrinth umher“ (*Der Goldwäger*, 1623). Er betrachtete jedoch nicht nur die Geometrie als grundlegend, sondern alle Aspekte der Mathematik und insbesondere jede Art der Quantifizierung von Messungen.

Die „Mechanisierung des Weltbildes“, die Vorstellung von einer in hohem Grade geordneten Welt, die man erwarten würde, wenn sie von einem Schöpfer dazu entworfen worden war, einer begrenzten Menge ewiger Gesetze zu gehorchen (Maier, 1938; Dijksterhuis, 1961), machte in den darauffolgenden Jahrhunderten rasche Fortschritte und

erreichte ihren größten Triumph in Newtons Vereinigung der Erd- und Himmelsmechanik. Diese glänzenden Erfolge verliehen der Mathematik ein nahezu unbegrenztes Ansehen. Das veranlaßte Kant zu seinem berühmten – oder berüchtigten – Ausspruch, demzufolge „in jeder besonderen Naturlehre nur so viel eigentliche Wissenschaft angetroffen werden könne, als darin Mathematik anzutreffen ist“. Wenn dies wahr wäre, welchen Platz würde dann Darwins *Origin of Species* als wissenschaftliches Werk einnehmen? Es verwundert keineswegs, daß Darwin eine relativ schlechte Meinung von der Mathematik hatte (Hull, 1973, S. 12). Der blinde Glaube an die Magie der Zahlen und Mengen erreichte seinen Höhepunkt vielleicht in der Mitte des 19. Jahrhunderts. Selbst ein so scharfsinniger Denker wie Merz (1896) meinte: „Die moderne Wissenschaft bestimmt die Methode, nicht das Ziel ihrer Arbeit. Sie beruht auf dem Zählen und Rechnen – kurz gesagt, auf mathematischen Verfahren; und der Fortschritt der Wissenschaft hängt ebenso stark davon ab, daß mathematische Begriffe auf Gebiete angewandt werden, die allem Anschein nach nicht mathematischer Natur sind, wie von der Fortentwicklung mathematischer Methoden und Begriffe selbst.“

Diese Behauptung ist von Ghiselin (1969, S. 21) eindeutig widerlegt worden. Trotzdem klammern sich die aus der Mathematik oder Physik kommenden Philosophen immer noch an den Mythos von der Mathematik als der Königin der Wissenschaften. So behauptete z. B. der Mathematiker Jacob Bronowski (1960, S. 218): „Bis heute ist unser Vertrauen in eine Wissenschaft, grob gesehen, proportional zu der Menge an Mathematik, die sie verwendet. Wir haben das Gefühl, die Physik sei wirklich eine Wissenschaft, wohingegen der Chemie irgendwie der weniger formale Geruch (oder Makel) des Kochbuches anhafte. Und wenn wir weitergehen zur Biologie, dann zur Ökonomie und zuletzt zu den Sozialwissenschaften, so merken wir, daß wir rasch einen Abhang hinunterrutschen, fort von der Wissenschaft.“ Hier werden qualitative und historische Wissenschaften sowie solche, deren Komplexheit sie mathematischer Formulierung entzieht, falsch eingestuft. Das kulminiert in der arroganten Behauptung, die Biologie sei eine zweitrangige Wissenschaft. Die Folge waren oberflächliche und völlig irreführende mathematische Erklärungen in verschiedensten Bereichen der Biologie.

Niemand war von der Bedeutung der Mathematik stärker beeindruckt als Descartes, aber diese Bewunderung wirkte sich auf sein Denken völlig anders aus als auf Galilei oder Newton. Descartes war beeindruckt von der Strenge der mathematischen Beweise und von der Sicherheit, mit der die Schlußfolgerungen aus eindeutigen Aussagen hervorgehen. Er ging so weit zu behaupten, die Gesetze der Mathematik seien von Gott in gleicher Weise verfügt worden, wie ein König in seinem Königreich Gesetze erläßt. Descartes entwickelte eine Logik, bei der die Methoden der Mathematik in strikt deduktiver Weise zum Erwerb rationalen Wissens benutzt wurden. Es war eher die Denkstruktur, die mathematisch war, als daß es sich um eine Sprache der Gleichungen und mathematischen Formeln handelte. Trotzdem begünstigte sie strikt deterministische Erklärungen und essentialistisches Denken. Leibniz, der Descartes' Methode anwandte, war der Begründer der mathematischen Logik.

So überwältigend die Herrschaft der Mathematik über die Naturwissenschaften auch mehrere Jahrhunderte lang war, so gab es doch fast von Anfang an andere Meinungen. Pierre Bayle (1647–1706) war anscheinend der erste, der die Behauptung zurückwies, mathematisches Wissen sei die einzige Art von Wissen, die durch die wissenschaftliche Methode erreichbar sei. Er machte geltend, daß zum Beispiel die historische Gewißheit nicht weniger wert, sondern lediglich anders als die mathematische Gewiß-

heit sei. Historische Fakten, etwa die Tatsache, daß es das römische Reich gegeben habe, seien ebenso sicher und unbezweifelbar wie irgendeine mathematische Aussage. Desgleichen würde ein Biologe darauf bestehen, daß die Existenz von Dinosauriern und Trilobiten in der Frühgeschichte ebenso gewiß sei wie jedes mathematische Theorem. Ein weiterer Autor, der einen vernichtenden Angriff auf Descartes' mathematisch-geometrische Auslegungen der Welt führte, war Giambattista Vico. Er vertrat die Ansicht, die Methoden der Beobachtung, Klassifizierung und Hypothese seien in der Tat in der Lage, ein echtes, wenn auch bescheidenes „äußeres“ Wissen der materiellen Welt zu vermitteln.

Die Naturgeschichte war eine zweite Quelle der Rebellion gegen Galileis mathematisches Ideal der Wissenschaft. Vor allem Buffon betonte nachdrücklich (*Oeuvr. Phil.*, S.26), einige Fragen seien für eine sinnvolle Anwendung der Mathematik weitaus zu kompliziert. Zu diesen Fragen gehörten seiner Ansicht nach alle Aspekte der Naturgeschichte. Hier seien Beobachtung und Vergleich die geeigneten Methoden. Buffons *Histoire Naturelle* hatte ihrerseits einen entscheidenden Einfluß auf Herder und über ihn auf die Romantiker und die *Naturphilosophie*. Selbst Kant hatte sich um 1790 herum von der Hörigkeit von der Mathematik losgesagt. Wenn die Ungültigkeit des mathematischen Wissenschaftsideals nicht schon vorher auf der Hand gelegen hatte, so wurde sie mit der Veröffentlichung von Darwins *Origin of Species* über alle Zweifel hinaus deutlich.

Nebenbei sei erwähnt, wie irreführend der Beiname „Königin der Wissenschaften“ für die Mathematik ist. Denn natürlich ist Mathematik ebenso wenig eine Wissenschaft, wie Grammatik eine Sprache ist (wie etwa Latein oder Russisch); die Mathematik ist eine Sprache, die es, wenn auch in sehr unterschiedlichem Grad, mit allen Wissenschaften zu tun hat, oder aber mit keiner. Es gibt einige Wissenschaften (wie die Physik und verwandte Naturwissenschaften sowie ein Gutteil der funktionalen Biologie), bei denen die Quantifizierung oder andere mathematische Ansätze einen hohen erklärenden oder heuristischen Wert haben. Es gibt andere Wissenschaften, wie die Systematik und ein Großteil der Evolutionsbiologie, bei denen der Beitrag der Mathematik recht gering ist.

In der Tat hat eine unkluge Anwendung der Mathematik in diesen Zweigen der Biologie gelegentlich zu typologischem Denken und somit zu falschen Auffassungen geführt. Der Genetiker Johannsen, zum Beispiel, unterlag dieser Versuchung und „vereinfachte“ genetisch variable Populationen zu „reinen Linien“, wobei die wahre Bedeutung des Begriffes „Population“ verloren ging und er zu falschen Schlüssen über die Bedeutung der natürlichen Auslese gelangte. Um überhaupt Mathematik anwenden zu können, haben auch die Begründer der mathematischen Populationsgenetik die Faktoren zu stark vereinfacht, die in ihre Formeln eingingen. Die Folge davon war eine Betonung der absoluten Fitnesswerte von Genen, eine Überbewertung additiver Geneffekte sowie die Annahme, die natürliche Auslese setze nicht am Individuum, sondern vielmehr am Gen an. Dies hat zwangsläufig zu unrealistischen Resultaten geführt.

Als Darwin ausrechnete, die Erde müsse mehr als eine Milliarde Jahre alt sein, damit die Phänomene der Geologie und Phylogenie erklärbar seien, stellte Lord Kelvin aufgrund von Berechnungen des Wärmeverlustes einer Kugel von der Größe der Sonne mit Nachdruck fest, Darwin habe unrecht: 24 Millionen Jahre seien das Höchstalter, das er der Erde zugestehen könne (Burchfield, 1975). Es ist geradezu amüsant, mit welcher Sicherheit Kelvin annahm, seine Altersbestimmungen seien richtig und die der Naturforscher falsch. Da die Biologie eine zweitrangige Wissenschaft war, konnte es keinen Zweifel geben, wo der Fehler lag. Kelvin räumte nie auch nur die Möglichkeit ein, daß

es vielleicht einen unbekannten physikalischen Faktor geben könne, der schließlich die Schätzungen der Biologen bestätigen würde. In diesem geistigen Klima taten die Biologen ihr Möglichstes, um ihre Ergebnisse in Form einfacher Physik zu interpretieren. Weismann (in seinen frühen Werken) machte „Molekularbewegungen“ und Bateson „Wirbelbewegungen“ für die Vererbung verantwortlich – Erklärungen, die einfach den wissenschaftlichen Fortschritt verzögerten.

Dies Bild hat sich in den letzten fünfzig Jahren recht drastisch verändert. Es gibt keinen scharfen Gegensatz mehr zwischen der Indeterminiertheit der meisten strikt biologischen Prozesse und einer strikten Determiniertheit physikalischer Vorgänge. Das Studium der Auswirkungen von Turbulenzen in Galaxien und kosmischen Nebeln wie auch in den Meeresströmungen und Wettersystemen hat gezeigt, wie häufig und wie gewaltig stochastische Prozesse in der unbelebten Natur sind. Dieses Ergebnis war für einige Physiker inakzeptabel und hat Einstein beispielsweise zu dem Ausruf veranlaßt: „Gott spielt doch keine Glücksspiele!“ Nichtsdestoweniger kommen stochastische Prozesse auf jeder Hierarchiestufe vor, und zwar vom Atomkern bis hin zu den Systemen, wie sie aus dem Urknall hervorgegangen sind. Zwar sind bei stochastischen Prozessen keine absoluten Voraussagen möglich, das heißt, jegliche Voraussage ist probabilistisch (oder unmöglich), dennoch sind diese Prozesse ebenso kausal wie deterministische Prozesse. Lediglich absolute Vorhersagen sind unmöglich, wegen der Komplexität der hierarchischen Systeme, der Vielzahl möglicher Entscheidungen bei jedem Schritt und der zahlreichen Wechselwirkungen gleichzeitiger Vorgänge. Wettersysteme und kosmische Nebel unterscheiden sich in dieser Beziehung nicht prinzipiell von lebenden Systemen. Die Zahl potentiell möglicher gegenseitiger Beeinflussungen in derartig hochkomplexen Systemen ist bei weitem zu groß, um Vorhersagen darüber zu erlauben, welche von ihnen tatsächlich eintreten wird. Wissenschaftler, die auf dem Gebiet der natürlichen Auslese und anderer Evolutionsprozesse, der Quantenmechanik und der Astrophysik arbeiten, sind zu verschiedenen Zeitpunkten und mehr oder weniger unabhängig voneinander zu diesem Schluß gekommen.

Aus all diesen Gründen ist die Physik nicht mehr länger das Maß der Naturwissenschaft. Insbesondere, wenn es um die Erforschung des Menschen geht, ist die Biologie diejenige Disziplin, die Methode und Begriffe liefert. Ein französischer Staatspräsident hat dieser Überzeugung vor kurzem mit den folgenden Worten Ausdruck verliehen: „Es ist keine Frage, daß die Mathematik, Physik und andere Naturwissenschaften, die man ziemlich unüberlegt als „exakte Wissenschaften“ bezeichnet, weiterhin überraschende Entdeckungen liefern werden –, doch kann ich mich des Gefühls nicht erwehren, daß die wirkliche wissenschaftliche Revolution der Zukunft aus der Biologie kommen muß.“

Begriffe in der Biologie

Statt Gesetze zu formulieren, ordnen Biologen ihre Verallgemeinerungen gewöhnlich in einen Begriffsrahmen ein. Es ist behauptet worden, der Unterschied zwischen Gesetzen und Begriffen sei lediglich formaler Natur, da sich jeder Begriff in ein Gesetz oder mehrere Gesetze übersetzen ließe. Selbst wenn dies formal richtig wäre, wovon ich keineswegs überzeugt bin, würde eine derartige „Übersetzung“ dem Biologen bei der praktischen Durchführung seiner biologischen Forschungstätigkeit nicht weiterhelfen. Dem Gesetz fehlt die Flexibilität und heuristische Brauchbarkeit des Begriffs.

Der Fortschritt in der Biologie ist vielleicht weitgehend eine Frage der Entwicklung dieser Begriffe oder Prinzipien. Der Fortschritt in der Systematik war durch das Herauskristallisieren und Verfeinern von Begriffen wie Klassifikation, Art, Kategorie, Taxon usw. gekennzeichnet; in der Evolutionslehre durch die Weiterentwicklung von Begriffen wie Abstammung, Auslese und Fitness; ähnliche Schlüsselbegriffe lassen sich für jeden Zweig der Biologie anführen [5].

Der wissenschaftliche Fortschritt besteht im Herausbilden neuer Vorstellungen (wie Auslese oder biologische Art) und der immer wiederholten Verfeinerung der Definitionen, mit denen diese Ideen ausgedrückt werden. Besonders wichtig ist die gelegentliche Einsicht, daß ein mehr oder weniger technischer Ausdruck, von dem man angenommen hatte, er kennzeichne oder bezeichne einen bestimmten Begriff, in Wirklichkeit für eine Mischung von zwei oder mehr Begriffen benutzt worden ist, etwa der Ausdruck „Isolation“ für geographische und reproduktive Isolation, oder „Varietät“ (zum Beispiel wie Darwin das Wort benutzte) für Individuen und Populationen, oder „teleologisch“ für vier verschiedene Erscheinungen.

Es ist seltsam, wie wenig Aufmerksamkeit die Wissenschaftsphilosophie bisher der überwältigenden Bedeutung der Begriffe geschenkt hat. Aus diesem Grunde sind wir heute noch nicht in der Lage, im Einzelnen zu beschreiben, wie der Verlauf von der Entdeckung, d. h. vom ersten Auftreten eines Begriffs bis zu seinem Ausreifen aussieht. So viel jedoch liegt auf der Hand, daß die wichtigste Leistung, mit der die führenden Köpfe in der Biologie zu ihrer Wissenschaft beigetragen haben, die Entwicklung und Verfeinerung von Begriffen, gelegentlich auch die Abschaffung falscher Begriffe gewesen ist. Die Evolutionsbiologie verdankt einen bemerkenswert großen Teil ihrer Begriffe Charles Darwin und die Ethologie Konrad Lorenz.

Die Geschichte der Begriffe, die bisher so stark vernachlässigt worden ist, steckt voller Überraschungen. Die Termini „Affinität“ oder „Verwandtschaft“, wie sie vor der Evolutionslehre in der Systematik benutzt wurden, um nicht viel mehr als einfache Ähnlichkeit zu bezeichnen, wurden nach 1859 zur „Abstammungsnähe“, ohne daß dies irgendwelche Verwirrungen oder Schwierigkeiten mit sich gebracht hätte. Andererseits führte Hennigs Versuch, dem Ausdruck „monophyletisch“, zuvor zur Beschreibung einer taxonomischen Gruppe benutzt, die Bedeutung einer Beschreibung eines Abstammungsweges zu geben, zu schmerzlichen Umwälzungen in der Taxonomie. Das Studium der Begriffe bringt zudem manchmal schwerwiegende terminologische Mängel in einer Sprache zum Vorschein. Für den englischen Ausdruck „resource“ beispielsweise, der für die Ökologie so wichtig ist (Aufteilung von, Konkurrenz um usw.), gab es im Deutschen kein Äquivalent, bis er schließlich als „Ressource“ eingedeutscht wurde.

Es gibt Begriffe unterschiedlichster Art. Die Biologie hat zum Beispiel viel von einer Verfeinerung quasi-philosophischer oder methodologischer Begriffe (wie unmittelbare und evolutionäre Ursachen) oder von der deutlichen Abgrenzung der vergleichenden von der experimentierenden Methode profitiert. Die Anerkennung der Existenz der vergleichenden Methode bedeutete die Einführung eines neuen Begriffes in die Biologie.

Besonders groß sind die Schwierigkeiten in einer Wissenschaft, wenn ein wirklich neuer Begriff eingeführt wird. Dies war zum Beispiel der Fall bei Einführung des Populationsdenkens anstelle von Platons Essenzbegriff, oder bei der Einführung von Begriffen wie Auslese oder wie (geschlossene bzw. offene) genetische Programme. Zum Teil war es das, was Kuhn meinte, als er von wissenschaftlichen Revolutionen sprach.

Gelegentlich hat einfach die Einführung eines neuen Ausdrucks wie „Isolationsmechanismen“, „Taxon“ oder „teleonomisch“ viel dazu beigetragen, eine zuvor unklare begriffliche Situation zu bereinigen. Häufiger jedoch mußte zunächst der begriffliche Morast beseitigt werden, bevor die Einführung einer neuen Terminologie überhaupt Erfolg haben konnte. Dies gilt für Johannsens Ausdrücke „Genotypus“ und „Phänotypus“ (wenngleich Johannsen selbst von Zeit zu Zeit durcheinanderkam: s. Roll-Hansen, 1978a).

Eine weitere Schwierigkeit ergibt sich daraus, daß derselbe Ausdruck in verschiedenen Wissenschaften, oder sogar in verschiedenen Fachrichtungen derselben Wissenschaft, für verschiedene Begriffe benutzt werden kann. Der Ausdruck „Evolution“ hatte für die Embryologen des 18. Jahrhunderts (Bonnet) oder für Louis Agassiz (1874) eine völlig andere Bedeutung als für die Darwinisten; ebenso bedeutete er für die meisten Anthropologen (zumindest jene, die direkt oder indirekt von Herbert Spencer beeinflusst waren) etwas ganz anderes als für Anhänger der Selektionstheorie. Viele berühmte Kontroversen in der Geschichte der Wissenschaft gingen fast ausschließlich darauf zurück, daß die Gegner mit demselben Ausdruck völlig verschiedene Dinge meinten.

In der Geschichte der Biologie hat sich die Formulierung von Definitionen häufig als recht schwierig erwiesen, und die meisten Definitionen sind wiederholt umformuliert worden. Dies ist insofern nicht verwunderlich, als Definitionen zeitbedingte Formulierungen von Begriffen sind, und Begriffe – insbesondere schwierige Begriffe – werden gewöhnlich häufig revidiert, je mehr unser Wissen und Verständnis wächst. Dies läßt sich an den Definitionen solcher Begriffe wie Art, Mutation, Territorium, Gen, Individuum, Adaptation und Fitness zeigen.

Ein sehr wichtiger methodologischer Aspekt der Wissenschaft wird häufig falsch verstanden und gehört zu den Hauptgründen für Kontroversen über Begriffe wie Homologie oder Klassifikation. Das ist der Zusammenhang zwischen einer Definition und dem Beweis, daß die Definition in einem bestimmten Fall zutrifft (Simpson, 1961, S. 68–70). Am besten läßt sich das anhand eines Beispiels zeigen: Der Ausdruck „homolog“ war bereits vor 1859 bekannt, aber er erhielt seine heute gültige Bedeutung erst, nachdem Darwin die Theorie der gemeinsamen Abstammung aufgestellt hatte. In dieser Theorie ist die biologisch sinnvollste Definition von „homolog“ folgende: „Ein Merkmal in zwei oder mehr Taxa ist homolog, wenn es von demselben (oder einem entsprechenden) Merkmal ihrer gemeinsamen Vorfahren abgeleitet ist.“ Welcher Art ist das Beweismaterial, anhand dessen man in einem gegebenen Fall eine wahrscheinliche Homologie aufzeigen kann? Es gibt eine ganze Reihe solcher Kriterien (wie die Lage einer Struktur in Beziehung zu anderen Strukturen), aber es ist völlig irreführend, derartige Beweismaterial in die Definition des Wortes „homolog“ aufzunehmen, wie einige Autoren das getan haben. Die gleiche Beziehung zwischen Definition und dem Beweis, daß die Definition zutrifft, besteht bei der Definition praktisch aller in der Biologie gebrauchten Fachausdrücke. Zum Beispiel kann ein Autor versuchen, eine „phylogenetische Klassifikation“ vorzunehmen, sich dabei aber völlig auf morphologische Beweise stützen, um eine Verwandtschaft abzuleiten. Dadurch wird diese Klassifikation nicht zu einer morphologischen. Die heutzutage am weitesten akzeptierte Definition des Begriffes Art enthält das Kriterium der Fortpflanzungsgemeinschaft („interbreeding“). Ein Paläontologe kann dieses „interbreeding“ in seinem Fossilienmaterial nicht nachweisen, aber er kann gewöhnlich mehrere andere Arten von Beweisen zusammentragen (Zusammenleben, Ähnlichkeit usw.), um die Wahrscheinlichkeit der Zugehörigkeit zu derselben

Art zu untermauern. Eine Definition drückt einen Begriff aus, braucht aber nicht den Beweis einzuschließen, daß die Definition zutrifft.

Im folgenden möchte ich nun einige der Begriffe erörtern, die in der Biologie von besonderer Bedeutung sind.

Populationsdenken kontra Essentialismus

Mehr als zweitausend Jahre lang nach Platon ist das abendländische Denken von dessen Essentialismus beherrscht gewesen. Erst im 19. Jahrhundert begann eine neue und andere Art von Naturphilosophie an Boden zu gewinnen, das sogenannte Populationsdenken. Was ist Populationsdenken, und wie unterscheidet es sich vom Essentialismus? Die Anhänger des Populationsdenkens unterstreichen die Einzigartigkeit von allem, was in der organischen Welt existiert. Wichtig ist für sie das Individuum, nicht der Typus. Sie betonen, daß jedes Individuum in einer sich geschlechtlich fortpflanzenden Art einzigartig und verschieden von allen anderen Individuen ist; sogar bei Arten, die sich uniparental fortpflanzen, ist die Individualität groß. Es gibt keine „typischen“ Individuen; Mittelwerte sind Abstraktionen. Was man früher in der Biologie als „Klassen“ bezeichnet hat, sind zum großen Teil Populationen aus einzigartigen Individuen (Ghiselin, 1974b; Hull, 1975).

Ein Ansatz zum Populationsdenken war bereits in Leibniz' Monadenlehre vorhanden, denn Leibniz postulierte, jede Monade unterscheide sich als Individuum von jeder anderen Monade – ein wichtiges Abgehen vom Essentialismus. Aber dieser war so stark in Deutschland, daß der Leibnizsche Vorschlag zu keinerlei Populationsdenken führte. Als es sich schließlich anderswo entwickelte, hatte es zwei Wurzeln: Zum einen hatten die englischen Tierzüchter (Bakewell, Sebright und viele andere) erkannt, daß jedes einzelne Tier in ihren Herden von anderen verschiedene erbliche Merkmale besaß, und sie suchten auf der Grundlage dieser Merkmale die Zucht- und Muttertiere für die nächste Generation aus. Die zweite Wurzel war die Systematik. Alle praktizierenden Naturkundler machten die verblüffende Beobachtung, daß beim Sammeln einer „Serie“ von Exemplaren einer einzigen Art niemals zwei ganz und gar gleich waren. Nicht nur Darwin hob dies in seiner Arbeit über die Rankenfußkrebse hervor; sogar seine Kritiker stimmten in diesem Punkt mit ihm überein. Wollaston (1860) schrieb z. B., „unter den Millionen von Menschen, die in diese Welt hineingeboren wurden, sind, dessen sind wir gewiß, niemals zwei in jeder Hinsicht genau gleich gewesen; analog dazu ist es nicht übertrieben, das gleiche von allen lebenden Kreaturen zu behaupten, die jemals existiert haben (so ähnlich einige von ihnen unserem ungeschulten Auge auch erscheinen mögen).“ Ähnlich lautende Feststellungen wurden in der Mitte des 19. Jahrhunderts von vielen Taxonomen getroffen. Diese Einzigartigkeit trifft nicht nur auf Individuen zu, sondern sogar auf Stadien im Lebenszyklus jedes Individuums und ebenso auf Ansammlungen von Individuen, ob dies nun Deme, Arten oder Pflanzen- oder Tiergesellschaften sind. Angesichts der gewaltigen Zahl von Genen, die in einer gegebenen Zelle entweder an- oder ausgeschaltet werden, ist es gut möglich, daß noch nicht einmal zwei Zellen eines Körpers völlig identisch sind. Diese Einzigartigkeit biologischer Individuen bedeutet, daß wir mit einer ganz anderen Einstellung an Gruppen biologischer Entitäten herangehen müssen, als wenn wir es mit Gruppen identischer inorganischer Entitäten zu tun haben. Dies ist die Grundbedeutung des Populationsdenkens. Die Unterschiede zwischen den biologischen Individuen sind real, wohingegen die Mittelwerte, mit denen

wir beim Vergleich von Individuengruppen (beispielsweise Arten) rechnen, vom Menschen gemachte Ableitungen sind. Dieser grundlegende Unterschied zwischen den Klassen des Physikers und den Populationen des Biologen hat verschiedene Konsequenzen. Zum Beispiel ist jemand, der die Einzigartigkeit der Individuen nicht begreift, nicht in der Lage, die Wirkungsweise der natürlichen Auslese zu verstehen [6].

Die Statistik des Essentialisten ist etwas völlig anderes als die Statistik der Populations-theoretiker. Wenn wir eine physikalische Konstante messen, etwa die Lichtgeschwindigkeit, so wissen wir, daß sie unter gleichen Bedingungen konstant ist und daß jede Abweichung in den Beobachtungsergebnissen durch ungenaue Messung bedingt ist, daß die Statistik also einfach den Grad der Zuverlässigkeit unserer Ergebnisse angibt. Die frühe Statistik, von Petty und Graunt bis hin zu Quetelet (Hill, 1973) war essentialistische Statistik, die zu wahren Werten zu gelangen versuchte, um die verwirrenden Effekte der Variation zu überwinden. Quetelet, ein Anhänger von Laplace, war an deterministischen Gesetzen interessiert. Er hoffte, mit seiner Methode in der Lage zu sein, die Merkmale des „Durchschnittsmenschen“ zu berechnen, d.h. die „Essenz“ des Menschen zu entdecken. Variation war nichts anderes als „Fehler“ rund um den Mittelwert.

Francis Galton war vielleicht der erste, der völlig klar erkannte, daß der Mittelwert variabler biologischer Populationen ein Konstrukt ist. Unterschiede in der Körpergröße einer Gruppe von Menschen sind real und nicht das Ergebnis ungenauer Messungen. Der interessanteste Parameter in der Statistik natürlicher Populationen ist die tatsächlich vorhandene Variation, ihr Umfang und ihre Natur. Das Ausmaß der Variation ist von Merkmal zu Merkmal und von Art zu Art verschieden. Darwin hätte keine Theorie der natürlichen Auslese aufstellen können, wenn er sich nicht das Populationsdenken zu eigen gemacht hätte. Die maßlosen Verallgemeinerungen der rassistischen Literatur beruhen fast ausnahmslos auf essentialistischem (typologischem) Denken.

Ebenso wichtig wie die Einführung neuer Begriffe (wie Populationsdenken) war die Elimination oder Korrektur falscher Begriffe. Das läßt sich am Begriff der Teleologie sehr gut zeigen.

Das Problem der Teleologie

Seit Platon, Aristoteles und den Stoikern war der Glaube weitverbreitet (den die Epikuräer ablehnten), daß es in der Natur und in ihren Abläufen einen Zweck, ein vorherbestimmtes Ziel gäbe. Die Verfechter dieser Überzeugung im 17. und 18. Jahrhundert – die Teleologen – sahen den offenkundigen Ausdruck eines Zwecks nicht nur in der *scala naturae*, die ihren Höhepunkt im Menschen hat, sondern auch in der vollkommenen Einheit und Harmonie der Natur und ihren mannigfachen Anpassungen. Eine den Teleologen entgegengesetzte Position nahmen die Anhänger einer streng mechanistischen Theorie ein, für die das Universum ein nach Naturgesetzen funktionierender Mechanismus war. Die anscheinende Zweckmäßigkeit des Universums, der zielgerichteten Prozesse in der Entwicklung von Individuen und der Adaptation von Organen war jedoch zu auffällig, als daß die Anhänger der mechanistischen Theorie sie übersehen konnten. Wie konnte ein Mechanismus lediglich aufgrund von Gesetzen, ohne Rückgriff auf finale (auf einen Endzweck gerichtete) Ursachen all diese Eigenschaften besitzen? Niemand erkannte dieses Dilemma vielleicht klarer als Kant. Während des ganzen 19. Jahrhunderts und bis mitten in unsere moderne Zeit hinein blieb für oder gegen die Teleologie zu sein ein Schlachtruf.

Erst in den letzten 25 Jahren etwa wurde das Problem gelöst. Heute ist klar, daß es in der Natur scheinbar zielgerichtete Prozesse gibt, die keineswegs im Widerspruch zu einer strikt physikalisch-chemischen Erklärung stehen. Die Lösung wurde – wie oft in der Geschichte der Wissenschaft – dadurch erreicht, daß man ein komplexes Problem in seine Bestandteile auflöste. Es stellte sich heraus (Mayr, 1974 d), daß der Ausdruck „teleologisch“ auf vier verschiedene Begriffe oder Vorgänge angewandt worden war.

1. Teleonome Vorgänge. Die Entdeckung, daß es genetische Programme gibt, machte es möglich, eine Klasse teleologischer Erscheinungen mechanistisch zu erklären. Ein physiologischer Prozeß oder ein Verhalten, das sein Zielgerichtetsein dem Ablaufen eines Programms verdankt, kann als „teleonom“ bezeichnet werden (Pittendrigh, 1958). Alle individuellen Entwicklungsvorgänge (Ontogenie) sowie auch alle scheinbar zielgerichteten Verhaltensweisen von Individuen fallen in diese Kategorie und sind durch zwei Komponenten charakterisiert: sie werden erstens durch ein Programm gelenkt und sind zweitens von der Existenz eines Endpunktes oder Ziels abhängig, das in dem das Verhalten steuernden Programm vorgesehen ist. Dieser Endpunkt kann eine Struktur sein, eine physiologische Funktion oder ein Fließgleichgewicht, das Erreichen eines neuen geographischen Standorts oder eine triebbefriedigende Endhandlung. Jedes einzelne Programm ist das Ergebnis der natürlichen Auslese und wird durch den Auslesewert des erreichten Endpunktes ununterbrochen angepaßt (Mayr, 1974 d). Aristoteles nannte diese Ursachen *causae finales* (Gotthelf, 1976). Unter dem Blickpunkt der Kausalität muß man betonen, daß sowohl das Programm als auch die das zielsuchende Verhalten auslösenden Reize dem scheinbar zweckmäßigen Verhalten zeitlich vorangehen. Gewöhnlich existieren mannigfache Rückkoppelungsmechanismen, die die Genauigkeit des teleonomen Prozesses verbessern; der wirklich charakteristische Aspekt des teleonomen Verhaltens ist jedoch die Existenz von Mechanismen, die dieses zielsuchende Verhalten auslösen oder „verursachen“. Teleonome Prozesse sind in der Ontogenie, Physiologie und der Verhaltenslehre von besonderer Wichtigkeit. Sie gehören in den Bereich der unmittelbaren Ursachen, obgleich die Programme im Laufe der evolutionären Geschichte erworben wurden. Die Endpunkte erzeugen den Selektionsdruck, der im Laufe der Geschichte zum Bau des genetischen Programms geführt hat.

2. Teleomatische Prozesse. Jeder Prozeß (insbesondere ein Prozeß, der sich auf unbelebte Objekte bezieht), bei dem ausschließlich infolge physikalischer Gesetze ein bestimmtes Ziel erreicht wird, kann „teleomatisch“ genannt werden (Mayr, 1974 d). Wenn ein fallender Stein seinen Endpunkt, den Boden, erreicht, so hat dies nichts mit zielsuchendem oder beabsichtigtem oder programmiertem Verhalten zu tun, sondern gehorcht lediglich dem Gesetz der Schwerkraft. Das gleiche gilt für einen Fluß, der unbeirrbar zum Ozean fließt. Wenn ein rotglühendes Eisenstück einen Endzustand erreicht, bei dem seine Temperatur gleich der umgebenden Temperatur ist, so wird dieser Endpunkt wiederum nur aufgrund eines physikalischen Gesetzes, des ersten Hauptsatzes der Thermodynamik, erreicht. Der gesamte Prozeß der kosmischen Evolution, vom ersten Urknall bis heute, beruht ausnahmslos auf einer Abfolge von teleomatischen Vorgängen, die von stochastischen Störungen überlagert sind. Die Gesetze der Schwerkraft und der Thermodynamik gehören zu den Naturgesetzen, die am häufigsten teleomatische Prozesse bestimmen. Bereits Aristoteles war sich der getrennten Existenz dieser Klasse von Vorgängen bewußt, er nannte sie von der „Notwendigkeit“ verursacht.

3. *Angepaßte Systeme.* Die Naturtheologen waren besonders beeindruckt von der Zweckmäßigkeit aller Strukturen, die für physiologische Funktionen verantwortlich sind: das Herz, das dafür gebaut ist, das Blut durch den Körper zu pumpen; die Nieren, die dafür gemacht sind, die Nebenprodukte des Eiweißstoffwechsels zu beseitigen; der Darmtrakt, der für die Verdauung verantwortlich ist und dem Körper Nährstoffe zuführt, und so weiter. Es war eine von Darwins entscheidenden Leistungen, zu zeigen, daß die Entstehung und allmähliche Verbesserung dieser Organe mit der natürlichen Auslese erklärt werden konnte. Es ist daher ratsam, den Ausdruck teleologisch („zielgerichtet“) nicht zur Bezeichnung von Organen zu benutzen, die ihre Angepaßtheit einem Auslesevorgang in der Vergangenheit verdanken. Eine Sprache, die Begriffe aus dem Bereich der Adaptation oder Selektion verwendet, ist hier besser geeignet (Munson, 1971 a; Wimsatt, 1972) als eine teleologische Sprache, die unterstellen könnte, es gäbe orthogenetische Kräfte, die für die Entstehung dieser Organe verantwortlich wären.

Man erforscht angepaßte Systeme, indem man Warum-Fragen stellt. Warum haben die Venen Klappen? Sherrington (1906, S.235) betonte dies sehr richtig für den Reflex: „Wir können ... keinen wirklichen Gewinn aus dem Studium eines speziellen Typs von Reflex ziehen, solange wir nicht seinen unmittelbaren Zweck als angepaßten Akt diskutieren können ... Der Zweck eines Reflexes scheint ein ebenso legitimer und notwendiger Gegenstand der Naturforschung zu sein wie der Zweck der Färbung eines Insekts oder einer Blüte. Und der Reflex kann für den Physiologen nicht wirklich verständlich sein, solange er sein Ziel nicht kennt.“

4. *Kosmische Teleologie.* Aristoteles war zu seinem Begriff der Teleologie aufgrund des Studiums der individuellen Entwicklung gelangt, wo dieser Begriff völlig gerechtfertigt ist; doch wandte er ihn schließlich auch auf das Universum als Ganzes an. Dies war zweitausend Jahre vor der Theorie der natürlichen Auslese, und als Aristoteles Fälle von Anpassung vorfand, konnte er sich nur zwei Alternativen vorstellen: Zufall oder Absicht. Da es kein Zufall sein kann, daß die Backenzähne immer flach und die Schneidezähne immer scharfkantig sind, muß man den Unterschied einem Zweck zuschreiben. „Es ist dann also Absicht in dem, was ist, und in dem, was in der Natur geschieht.“ In der Tat spiegelt so vieles im Universum scheinbare Absicht wider, daß man eine Endursache postulieren muß. [7]

Mit der Zeit wurde dieser Begriff der kosmischen Teleologie, insbesondere in Verbindung mit dem christlichen Dogma, zum vorherrschenden Begriff der Teleologie. Es ist diese Teleologie, die die moderne Wissenschaft uneingeschränkt ablehnt. Es gibt kein Programm – und hat es nie gegeben –, das für den Ablauf sowohl der kosmischen als auch der biologischen Evolution verantwortlich sein könnte. Wenn es den Anschein hat, als gäbe es in der biologischen Evolution einen Fortschritt, von den Prokaryoten vor 2 oder 3 Milliarden Jahren zu den höheren Tieren und Pflanzen, so läßt sich dies ausschließlich als Resultat von Selektionskräften erklären, wie sie aus der Konkurrenz zwischen Individuen und Arten und aus der Kolonisierung neuer Adaptationszonen entstanden.

Als die natürliche Auslese noch nicht völlig verstanden war, postulierten viele Evolutionsbiologen von Lamarck bis zu H. F. Osborn und Teilhard de Chardin die Existenz einer nicht-physikalischen (vielleicht sogar nichtmateriellen) Kraft, die die lebendige Welt aufwärts und in Richtung immer größerer Vollkommenheit treibe (Orthogenese). Es fiel den materialistischen Biologen nicht schwer zu zeigen, daß es keinerlei Beweis für eine

derartige Kraft gibt, sowie ferner, daß die Evolution selten Vollkommenheit hervorbringt und daß der offenkundige Fortschritt in Richtung auf größere Vollkommenheit recht gut durch die natürliche Auslese erklärt werden kann. Die Geradlinigkeit vieler evolutiver Trends ist durch zahlreiche Begrenzungen bedingt, die der Reaktion auf Selektionsdrucke durch den Genotypus und das epigenetische System gesetzt sind.

Eigen (1971) ist in seiner Theorie der Hyperzyklen davon überzeugt, „daß die Evolution des Lebens ... ungeachtet seines indeterministischen Verlaufs als ein unvermeidlicher Prozeß anzusehen ist.“ Eigen ist sich völlig bewußt, daß das keine orthogenetische oder deterministische Theorie ist, denn die von ihm postulierten Vorgänge sind dadurch erklärt, daß rein stochastische Prozesse immer wieder durch die Selektion ausgerichtet werden.

Mit dieser Aufteilung der Begriffe, die unter dem Ausdruck „teleologisch“ zusammengefaßt worden waren, in vier Gruppen dürfte die Teleologie als Quelle von Kontroversen weitgehend ausgeschaltet worden sein. Es wäre jedoch zu wünschen, daß die Kenntnis dieser jüngsten Fortschritte unter Nicht-Biologen weiter verbreitet wäre. Viele Psychologen zum Beispiel operieren bei der Diskussion von zielgerichtetem Verhalten immer noch mit solch undefinierbaren Ausdrücken wie „Absichten“ und „Bewußtsein“, die eine objektive Analyse unmöglich machen. Da es für uns keine Möglichkeit gibt, festzustellen, welche Tiere (und Pflanzen) Absichten oder Bewußtsein haben, hilft die Verwendung dieser Ausdrücke bei der Analyse keinen Schritt weiter, ja, sie stiftet nur Verwirrung. Jeder Fortschritt bei der Lösung dieser Probleme der Psychologie setzt eine Neufassung der Begriffe Absicht oder Bewußtsein im Sinne unserer neuen evolutionsbiologischen Einsichten voraus.

Besondere Merkmale der lebenden Organismen

Die Frage, warum die einen Objekte der Natur unbelebt, andere dagegen lebendig sind, und durch welche besonderen Merkmale sich die lebenden Organismen auszeichnen, hat bereits im Altertum die Gedanken der Menschen beschäftigt. Seit den Tagen der Epikuräer und seit Aristoteles bis in die ersten Jahrzehnte unseres Jahrhunderts hinein hat es immer zwei gegensätzliche Interpretationen der Lebensphänomene gegeben. Nach der einen, der mechanistischen Schule, sind Lebewesen nichts anderes als Maschinen, deren Funktionieren sich mit den Gesetzen der Mechanik, Physik und Chemie erklären läßt. Viele mechanistische Denker des 17. und 18. Jahrhunderts sahen keinen signifikanten Unterschied zwischen einem Felsen und einem Lebewesen. Hatten nicht beide die gleichen Merkmale Schwerkraft, Trägheit, Temperatur und so weiter gemeinsam, und gehorchten sie nicht denselben physikalischen Kräften? Als Newton sein Schwerkraftgesetz in rein mathematischer Form aufstellte, postulierten viele seiner Anhänger eine unsichtbare, aber rein materialistische Schwerkraft zur Erklärung der Planetenbewegungen wie auch der Schwerkraft der Erde. In analoger Weise riefen einige Biologen eine gleichfalls materialistische und gleichfalls unsichtbare Kraft (*vis viva*) zur Erklärung der Lebensprozesse zu Hilfe.

Spätere Autoren glaubten jedoch an eine Lebenskraft außerhalb des Bereiches der physikalisch-chemischen Gesetze. Sie setzten damit eine Tradition fort, die bei Aristoteles und anderen Philosophen der Antike begonnen hatte. Die vitalistische Schule lehnte

die mechanistische Theorie ab und glaubte, in den Lebewesen fänden Prozesse statt, die nicht den Gesetzen der Physik und Chemie gehorchten. Der Vitalismus hat bis ins 20. Jahrhundert hinein Anhänger gefunden. Einer der letzten war der Embryologe Hans Driesch. Doch unter den Biologen wurde der Vitalismus nach den zwanziger und dreißiger Jahren unseres Jahrhunderts schließlich fast überall abgelehnt; und zwar hauptsächlich aus zwei Gründen. Erstens, weil er durch Zuflucht zu einem unbekannten und vermutlich jenseits menschlicher Erkenntnis liegenden Faktor tatsächlich den Boden der Wissenschaft verläßt, und zweitens, weil es schließlich möglich wurde, alle Phänomene im Rahmen der Physik und Chemie zu erklären, die nach Ansicht der Vitalisten eine vitalistische Erklärung „forderten“. Man kann heute zu Recht feststellen, daß für die Biologen der Vitalismus seit mehr als fünfzig Jahren ein erledigtes Problem ist. Seltsamerweise hat es während jenes Zeitraums immer noch eine Reihe von Physikern und Philosophen gegeben, die Vitalisten waren.

Möglich wurde diese Ablehnung des Vitalismus durch die gleichzeitige Ablehnung der sehr groben Vorstellung, „Tiere seien nichts anderes als Maschinen“. Wie Kant in seinen späteren Jahren, erkannten die meisten Biologen, daß Lebewesen etwas anderes sind als unbelebte Materie, und daß der Unterschied nicht durch Postulieren einer Vitalkraft, sondern durch eine recht drastische Änderung der mechanistischen Theorie erklärt werden mußte. Eine solche neue Theorie beginnt mit der Feststellung, daß es in den Prozessen, Funktionen und Aktivitäten lebender Organismen nichts gibt, was im Widerspruch zu irgendeinem Gesetz der Physik und Chemie steht oder außerhalb des Gültigkeitsbereichs dieser Gesetze liegt. Alle Biologen sind Erz„materialisten“ in dem Sinne, daß sie keine übernatürlichen oder immateriellen, sondern lediglich physikochemische Kräfte anerkennen. Aber sie akzeptieren keineswegs die naive mechanistische Erklärung des 17. Jahrhunderts und weisen energisch die Vorstellung zurück, Tiere seien „lediglich“ Maschinen. Die Biologen, die Organismen als Ganzes betrachten, heben hervor, daß Lebewesen viele Merkmale besitzen, für die es in der Welt unbelebter Objekte keine Parallele gibt. Das in den exakten Wissenschaften vorhandene erklärende Instrumentarium reicht zur Erklärung komplexer lebender Systeme nicht aus, insbesondere nicht zur Erklärung des Wechselspiels zwischen historisch erworbener Information und den Reaktionen dieser genetischen Programme auf die physische Welt. Die Welt der Phänomene des Lebens ist sehr viel weiter als die der relativ einfachen Erscheinungen, mit denen sich die Physik und Chemie befaßt. Daher ist es ebenso unmöglich, die Biologie in die Physik miteinzubeziehen, wie es unmöglich ist, die Physik in die Geometrie einzubeziehen.

Immer wieder hat man versucht, „Leben“ zu definieren. Diese Bemühungen sind ziemlich zwecklos, besteht doch heute keinerlei Zweifel mehr daran, daß es keine spezielle Substanz, keinen Gegenstand und keine Kraft gibt, von der man sagen kann sie sei Leben. Doch man kann definieren, was es bedeutet, zu leben. Ohne Frage besitzen lebende Organismen bestimmte Attribute, die bei unbelebten Objekten nicht oder nicht in derselben Weise zu finden sind. Verschiedene Autoren haben verschiedene Merkmale hervorgehoben, es ist mir aber nicht gelungen, in der Literatur eine angemessene Zusammenstellung solcher Eigenschaften zu finden. Die von mir hier angeführte Liste ist vermutlich gleichzeitig sowohl unvollständig als auch etwas redundant. In Ermangelung einer besseren mag sie jedoch zur Veranschaulichung der Art von Merkmalen dienen, durch die sich lebende Organismen von unbelebter Materie unterscheiden.

Komplexität und Organisation

Komplexität *an sich* ist kein grundlegender Unterschied zwischen organischen und inorganischen Systemen. Es gibt einige hochgradig komplexe unbelebte Systeme (die Luftmassen des Weltwettersystems oder jede beliebige Galaxie), andererseits gibt es auch eine ganze Menge relativ einfacher organischer Systeme, z. B. viele Makromoleküle. Systeme können jeden Grad von Komplexität besitzen, im Durchschnitt jedoch sind die Systeme in der Welt der Organismen unendlich komplexer als die unbelebten Objekte. Simon (1962) hat komplexe Systeme definiert als Systeme, in denen „das Ganze mehr ist als die Summe der Teile, und zwar nicht in einem letzten, metaphysischen Sinne, sondern in dem wichtigen pragmatischen Sinn, daß auch, wenn die Eigenschaften der Teile und die Gesetze ihres Wechselspiels gegeben sind, das Ableiten der Eigenschaften des Ganzen keine triviale Angelegenheit ist.“ Ich akzeptiere diese Definition mit einer Ausnahme, daß wir nämlich einige relativ einfache Systeme (das Sonnensystem beispielsweise) auch weiterhin als komplex ansehen können, selbst wenn es uns gelungen ist, ihre Komplexität zu erklären. Komplexität in lebenden Systemen existiert auf jeder Ebene, vom Zellkern (mit seinem DNA-Programm) über die Zelle, über jedes beliebige Organsystem (wie Niere, Leber oder Gehirn), zum Individuum bis hin zum Ökosystem oder zur Gesellschaft. Lebende Systeme sind ausnahmslos durch hochkomplizierte Rückkopplungsmechanismen gekennzeichnet, die in solcher Präzision und Komplexität in keinem unbelebten System bekannt sind. Sie sind in der Lage, auf externe Reize zu reagieren, sie besitzen einen Stoffwechsel (d. h. können Energie binden oder freisetzen) und sie haben die Fähigkeit, zu wachsen und sich zu differenzieren.

Die Komplexität der lebenden Systeme ist nicht willkürlich, sondern im Gegenteil hochorganisiert. Die meisten Strukturen eines Organismus sind ohne den jeweiligen Rest des Organismus sinnlos; Flügel, Beine, Köpfe, Nieren können nicht auf sich allein gestellt leben, sondern nur als Teil des Ganzen. Folglich haben alle Teile eine adaptive Bedeutung und sind möglicherweise in der Lage, teleonomische Tätigkeiten zu leisten. Eine derartige wechselseitige Anpassung von Teilen ist in der unbelebten Welt unbekannt. Diese koadaptierte Funktion von Teilen war bereits Aristoteles bekannt, der sagte: „Da jedes Werkzeug seinen Zweck hat und ebenso jedes Glied des Körpers, dieser Zweck aber in einer Verrichtung besteht, so ist klar, daß auch der ganze Leib als Zweck eine umfassende Tätigkeit hat“ (*De Partibus* I.5.645 a 10–15)*.

Chemische Einzigartigkeit

Lebende Organismen bestehen aus Makromolekülen mit den außergewöhnlichsten Eigenschaften. Da sind Nukleinsäuren, die in Polypeptide übersetzt werden können; Enzyme, die in Stoffwechselprozessen als Katalysatoren fungieren; Phosphate, die die Übertragung von Energie erlauben, und Lipide, die Membranen bauen können. Viele dieser Moleküle sind derart spezifisch und in so einzigartiger Weise für die Erfüllung einer speziellen Funktion geeignet – wie das Rhodopsin bei der Photorezeption –, daß sie immer dann vorkommen, wenn diese spezielle Funktion im Pflanzen- wie auch im Tier-

* Zitiert nach *Über die Glieder der Geschöpfe*, Ferdinand Schöningh, Paderborn 1959, S. 44

reich benötigt wird. Diese organischen Moleküle unterscheiden sich nicht prinzipiell von anderen Molekülen. Sie sind jedoch weitaus komplexer als die Moleküle mit niedrigem Molekulargewicht, die gewöhnlich die Bestandteile der unbelebten Natur ausmachen. Die größeren organischen Makromoleküle finden sich normalerweise nicht in unbelebter Materie.

Qualität

Die physikalische Welt ist eine Welt der Quantifikation (Newtons Bewegungen und Kräfte) und Massenwirkungen. Im Gegensatz dazu kann man die Welt des Lebens als eine Welt der Qualitäten beschreiben. Individuelle Unterschiede, Kommunikationssysteme, gespeicherte Information, Eigenschaften der Makromoleküle, Wechselbeziehungen in Ökosystemen und viele andere Aspekte der lebenden Organismen sind ihrer Natur nach vorwiegend qualitativ. Zwar kann man diese qualitativen Aspekte in quantitative übersetzen, doch geht dabei die wirkliche Bedeutung der entsprechenden biologischen Phänomene verloren, gerade so, als wollte man ein Gemälde von Rembrandt dadurch beschreiben, daß man die Wellenlängen der Farben aufzählt, die von jedem Quadratmillimeter des Bildes reflektiert werden.

Ähnlich haben sich immer wieder in der Geschichte der Biologie mutige Versuche, qualitative biologische Erscheinungen in mathematische Ausdrücke zu übersetzen, letzten Endes als totale Fehlschläge erwiesen, da sie den Kontakt zur Wirklichkeit verloren hatten. Gleicherweise waren frühere Bemühungen (etwa von Galen, Paracelsus und van Helmont), die Bedeutung der Qualität zu betonen, zum Scheitern verurteilt, da man falsche Parameter gewählt hatte; immerhin waren es die ersten Schritte in der richtigen Richtung. Die Verfechter der Quantifizierung betrachten das Anerkennen der Qualität gern als etwas Unwissenschaftliches oder bestenfalls als etwas rein Deskriptives und Klassifizierendes. Sie zeigen durch dieses Vorurteil, wie wenig sie das Wesen biologischer Erscheinungen verstehen. Das Quantifizieren ist in vielen Gebieten der Biologie wichtig, es schließt aber nicht alle qualitativen Aspekte aus.

Die sind besonders wichtig bei Beziehungsphänomenen, und gerade diese sind in der lebendigen Natur vorherrschend. Arten, Klassifikation, Ökosysteme, Kommunikationsverhalten, Regulation und beinahe jeder andere biologische Vorgang hat mit Relationsmerkmalen zu tun. In den meisten Fällen lassen sich diese nur qualitativ und nicht quantitativ ausdrücken.

Einzigartigkeit und Variabilität

In der Biologie hat man es selten mit Klassen identischer Entitäten zu tun, sondern untersucht fast immer Populationen, die aus einzigartigen Individuen bestehen. Dies gilt für jede Hierarchieebene, von der Zelle bis hin zum Ökosystem. Viele biologische Erscheinungen, insbesondere Populationsphänomene, sind durch extrem hohe Schwankungen gekennzeichnet. Evolutionsraten oder Speziationsraten können um drei bis fünf Größenordnungen voneinander differieren, ein Grad der Variabilität, der bei physikalischen Phänomenen selten, wenn überhaupt, verzeichnet wird.

Während die Einheiten in der Physik – sagen wir einmal Atome oder Elementarteilchen – konstante Merkmale besitzen, ist für die biologischen Einheiten gerade die Veränderlichkeit charakteristisch. Zellen zum Beispiel ändern fortwährend ihre Eigenschaften, und das gleiche gilt für Individuen. Jedes Individuum macht von seiner Geburt bis zu seinem Tod, von der ursprünglichen Zygote, über Jugend, Erwachsenenalter, Greisenalter bis zum Tod, einen drastischen Wandel durch. Wieder gibt es in der unbelebten Natur nichts, das dem ähnlich ist, mit Ausnahme des radioaktiven Zerfalls, des Verhaltens hochgradig komplexer Systeme (wie Golfstrom und Wettersysteme) und einiger entfernter Analogien in der Astrophysik.

Besitz eines genetischen Programms

Alle Organismen besitzen ein im Laufe der Geschichte entstandenes genetisches Programm, das in der DNA des Zygotenkerns (oder bei einigen Viren in der RNA) aufgezeichnet ist. In der unbelebten Welt existiert nichts, was damit vergleichbar wäre – abgesehen von Computern, die der Mensch gemacht hat. Das Vorhandensein dieses Programms verleiht den Organismen eine ihnen eigene Dualität, die aus einem Phänotypus und einem Genotypus besteht (s. Kap. 16). Zwei Gesichtspunkte sind in diesem Zusammenhang hervorzuheben. Erstens ist das Programm das Resultat einer Geschichte, die bis zum Ursprung des Lebens zurückreicht, und schließt somit die „Erfahrungen“ aller Vorfahren ein (Delbrück, 1949). Zweitens stattet es die Organe mit der Fähigkeit zu teleonomen Vorgängen und Tätigkeiten aus, eine Fähigkeit, die in der unbelebten Welt völlig fehlt. Sieht man von der Urdämmerung ab, in der das Leben entstand, so stellt der Besitz eines genetischen Programms einen absoluten Unterschied zwischen Lebewesen und unbelebter Materie dar.

Eine der Eigenschaften des genetischen Programms besteht darin, daß es seine eigene korrekte Replikation und die anderer lebender Systeme wie Organellen, Zellen und ganzer Organismen überwachen kann. In der unbelebten Natur gibt es nichts genau Gleichwertiges. Gelegentlich kann es vorkommen, daß bei der Replikation ein Fehler unterläuft (sagen wir einmal, ein Irrtum auf 10000 oder 100000 Replikationen). Wenn eine derartige Mutation einmal stattgefunden hat, so wird sie zu einem konstanten Bestandteil des genetischen Programms. Mutation ist die Hauptquelle aller genetischen Variation.

Voll verstanden wurde das Wesen des genetischen Programms von der Molekularbiologie erst in den fünfziger Jahren dieses Jahrhunderts, nachdem die Struktur der DNA entdeckt worden war. Daß es irgendetwas geben mußte, was das Rohmaterial in die Form der strukturierten Systeme von Lebewesen ordnete, hatte man jedoch schon im Altertum geglaubt. Wie Delbrück (1971) sehr richtig aufzeigte, war Aristoteles' *eidōs* (wenn es auch, da unsichtbar, als immateriell galt) als Begriff praktisch mit dem ontogenetischen Programm der Entwicklungsphysiologen identisch. Ein ähnlicher Ordnungsmechanismus war Buffons *moule intérieure*. Doch erst mußte die Computerwissenschaft entstehen, bis der Begriff eines derartigen Programms gesellschaftsfähig wurde. Von besonderer Bedeutung ist, daß das genetische Programm selbst unverändert bleibt, wenn es seine Instruktionen an den Körper aussendet. Der ganze Begriff des Programms ist derart neu, daß viele Philosophen sich immer noch dagegen sträuben.

Geschichtliches Gewachsensein

Eine Folge dessen, daß Lebewesen ein ererbtes genetisches Programm besitzen, ist die, daß Klassen von Lebewesen nicht primär aufgrund ihrer Ähnlichkeit zusammengestellt oder erkannt werden, sondern aufgrund ihrer gemeinsamen Abstammung, d.h. aufgrund einer Reihe gemeinsamer, durch eine gemeinsame Geschichte bedingter Eigenschaften. Daher passen viele der von den Logikern anerkannten Attribute von Klassen keineswegs auf die Merkmale von Arten oder höheren Taxa. Dies trifft sogar auf Zelllinien in der Ontogenie zu. Mit anderen Worten: die „Klassen“ des Biologen entsprechen häufig nicht den „Klassen“ des Logikers. Dies darf man bei vielen Diskussionen über Definitionen nicht vergessen, am allerwenigsten aber bei der Diskussion darüber, ob Arttaxa „Individuen“ sind oder Klassen.

Natürliche Auslese

Die natürliche Auslese, die unterschiedliche Fortpflanzung von Individuen, die sich in ihrer adaptiven Überlegenheit in einzigartiger Weise unterscheiden, ist ein Vorgang, für den es unter den Veränderungsprozessen in der unbelebten Welt nichts genau Entsprechendes gibt. Wenn wir bedenken, wie häufig die natürliche Auslese immer noch mißverstanden wird, dann lohnt es sich, die folgende scharfsinnige Bemerkung von Sewall Wright (1967) zu zitieren: „Der Darwinsche Prozeß des kontinuierlichen Wechselspiels eines zufälligen und eines selektiven Prozesses liegt nicht in der Mitte zwischen reinem Zufall und reinem Determinismus, sondern ist in seinen Konsequenzen qualitativ völlig verschieden von jedem der beiden.“

Dieser Prozeß ist, zumindest bei Arten mit geschlechtlicher Fortpflanzung, darüber hinaus durch die Tatsache gekennzeichnet, daß in jeder Generation durch Rekombination ein neuer Genpool zusammengestellt wird, und daß damit ein neuer und unvorhersagbarer Anfang für den Auslesevorgang der nächsten Generation gemacht worden ist.

Indeterminiertheit

Seit langem sind sich die Biologen und Philosophen darüber uneinig, ob sich biologische Prozesse von physikalischen tatsächlich in Determiniertheit und Vorhersagbarkeit unterscheiden. Bedauerlicherweise hat man dabei ständig erkenntnistheoretische (epistemologische) und ontologische Aspekte miteinander verwechselt, was einige Verwirrung in dieser Frage gestiftet hat.

Das Wort *Voraussage* wird in zwei völlig verschiedenen Bedeutungen gebraucht. Wenn die Wissenschaftsphilosophen von Voraussage sprechen, so meinen sie *logische Voraussage*, d.h. das Übereinstimmen einzelner Beobachtungen mit einer Theorie oder einem wissenschaftlichen Gesetz. Darwins Theorie der gemeinsamen Abstammung beispielsweise erlaubte Haeckel die Voraussage, daß man im Fossilienmaterial „fehlende Glieder“ zwischen Affe und Mensch finden würde. Theorien werden an den Voraussagen getestet, die sie erlauben. Da Physik und verwandte Naturwissenschaften in viel höherem Maße ein System von Theorien sind, spielt die Vorhersage bei ihnen eine weitaus größere Rolle als in der Biologie.

Im täglichen Sprachgebrauch bedeutet eine Voraussage einen Schluß von der Gegenwart auf die Zukunft; sie hat es mit einer Abfolge von Ereignissen zu tun, es ist eine *zeitliche Voraussage*. Bei streng deterministischen physikalischen Gesetzen sind absolute zeitliche Voraussagen häufig möglich, etwa Voraussagen über das Auftreten von Eklipsen. Zeitliche Voraussagen sind in der Biologie sehr viel seltener möglich. Das Geschlecht des nächsten Kindes in einer Familie läßt sich nicht voraussagen. Niemand hätte zu Beginn der Kreidezeit voraussagen können, daß die blühende Gruppe der Dinosaurier vor Ende des Zeitalters aussterben würde. Voraussagen in der Biologie sind im Durchschnitt weitaus probabilistischer als in der Physik.

Bei der Erörterung von Ursache und Erklärung darf man die Existenz dieser beiden Arten von Voraussagen nicht vergessen. G. Bergmann definiert eine kausale Erklärung als eine Erklärung, „die aufgrund eines Naturgesetzes Voraussagen über zukünftige Zustände eines Systems erlaubt, wenn sein gegenwärtiger Zustand bekannt ist.“ Im wesentlichen ist dies lediglich eine andere Formulierung von Laplaces notorischer Prahlerei. Solche Aussagen sind von Scriven (1959, S. 477) abgelehnt worden, der feststellt, daß die (zeitliche) Voraussage nicht zur Kausalität gehört und „daß man Erklärungen nicht als unbefriedigend ansehen kann, wenn sie . . . nicht so sind, daß sie die Voraussage des betreffenden Ereignisses erlaubt hätten.“

In der Biologie und insbesondere in der Evolutionsbiologie haben die Erklärungen gewöhnlich mit geschichtlichen Darstellungen zu tun. Schon 1909 nannte Baldwin zwei Gründe, warum biologische Ereignisse so oft unvorhersagbar sind: die große Komplexität biologischer Systeme und die Häufigkeit, mit der auf höheren Hierarchieebenen unerwartete Neuerungen entstehen. Ich kann mir noch mehrere andere Gründe denken. Einige davon könnte man als ontologische, andere als epistemologische Indeterminiertheiten bezeichnen. Diese Faktoren bedeuten keine Schwächung des („rückwärtsblickend“ verstandenen) Kausalitätsprinzips [8].

Zufälligkeit eines Ereignisses in bezug auf seine Bedeutung. Die durch einen Fehler in der DNA-Replikation hervorgerufene spontane Mutation ist ein gutes Beispiel dieser Ursache für Indeterminiertheit. Es besteht nicht der geringste Zusammenhang zwischen dem molekularen Ereignis und seiner möglichen Bedeutung. Das gleiche gilt für Ereignisse wie Crossing over, Chromosomenteilung, Gametenselektion, Partnerwahl und viele für das Überleben wichtige Faktoren. Weder die zugrundeliegenden molekularen Phänomene, noch die bei einigen dieser Prozesse erfolgenden mechanischen Bewegungen stehen in irgendeiner Beziehung zu ihren biologischen Auswirkungen.

Einzigartigkeit. Die Merkmale eines einzigartigen Ereignisses oder einer neu produzierten einzigartigen Entität lassen sich nicht voraussagen (siehe oben).

Größenordnung stochastischer Störungen. Man kann den Effekt dieses Faktors anhand eines Beispiels erläutern. Nehmen wir einmal an, eine Art bestehe aus einer Million von Individuen, die alle in einzigartiger Weise verschieden sind. Für jedes dieser Individuen besteht die Möglichkeit, daß es von einem Feind getötet wird, einem Krankheitserreger erliegt, einer Wetterkatastrophe ausgesetzt ist, unter Unterernährung leidet, keinen Partner findet oder seine Jungen verliert, bevor diese fortpflanzungsreif geworden sind. Dies sind einige der zahlreichen Faktoren, die den Fortpflanzungserfolg bestimmen. Welcher dieser Faktoren wirksam wird, hängt von hochgradig variablen Umweltkonstellationen

ab, die einzigartig und nicht vorhersagbar sind. Wir haben es also mit zwei hochgradig variablen Systemen zu tun (einzigartigen Individuen und einzigartigen Umweltkonstellationen), die in Wechselwirkung zueinander stehen. Wie sie sich miteinander verknüpfen, wird zu einem großen Teil vom Zufall bestimmt.

Komplexität. Jedes organische System ist so reich an Rückkoppelungen, homöostatischen Mechanismen und potentiellen Parallelpfaden, daß es völlig unmöglich ist, es vollständig zu beschreiben; somit ist eine Voraussage dessen, was es hervorbringen wird, ebenfalls unmöglich. Abgesehen davon würde die Analyse eines derartigen Systems seine Zerstörung erfordern und dadurch sich selbst unmöglich machen.

Emergenz neuer und nicht vorhersagbarer Qualitäten in hierarchischen Systemen. (Dies wird weiter unten ausführlich erörtert.)

Die hier genannten acht Eigenschaften wie auch die bei der folgenden Erörterung des Reduktionismus noch zur Sprache kommenden zusätzlichen Merkmale lassen keinen Zweifel daran, daß ein lebendes System etwas ganz anderes ist als ein unbelebtes Objekt. Gleichzeitig jedoch befindet sich keine einzige dieser Eigenschaften im Widerspruch zu einer streng mechanistischen Interpretation der Welt.

Reduktion und Biologie

Der Anspruch auf eine Autonomie der Wissenschaft von lebenden Organismen, wie er sich in den oben aufgeführten acht einzigartigen oder besonderen Merkmalen manifestiert, fand bei vielen Physikern und Physikphilosophen wenig freundliche Aufnahme. Sie reagierten mit der Feststellung, die scheinbare Autonomie der Welt des Lebens existiere nicht wirklich, vielmehr ließen sich alle Theorien der Biologie – wenigstens im Prinzip – auf physikalische Theorien reduzieren. Dies, so behaupteten sie, stelle die Einheit der Wissenschaft wieder her.

Der Anspruch, der Reduktionismus sei der einzige berechtigte Ansatz, wird häufig durch die zusätzliche Behauptung untermauert, die Alternative dazu sei Vitalismus. Das ist nicht wahr. Auch wenn einige Gegner des Reduktionismus in der Tat Vitalisten gewesen sind, so haben praktisch alle Gegner des Reduktionismus in jüngerer Zeit den Vitalismus entschieden abgelehnt.

Tatsächlich läßt sich schwer ein vieldeutigeres Wort finden als das Wort „reduzieren“. Untersucht man die Literatur der Reduktionisten, so stellt man fest, daß der Ausdruck „Reduktion“ dort in mindestens drei verschiedenen Bedeutungen benutzt worden ist (Dobzhansky und Ayala, 1974; Hull, 1974; Schaffner, 1969 a, b; Nagel 1961).

Konstitutiver Reduktionismus

Dieser Auffassung liegt die Annahme zugrunde, die materielle Zusammensetzung von Organismen sei genau die gleiche, die man in der inorganischen Welt vorfindet. Darüber hinaus postuliert der konstitutive Reduktionismus, keins der Ereignisse und Prozesse, die man in der Welt der lebenden Organismen findet, stünde in irgendeinem Widerspruch zu den physikalisch-chemischen Erscheinungen auf der Ebene der Atome und

Moleküle. Diese Feststellungen werden von den modernen Biologen akzeptiert. Der Unterschied zwischen anorganischer Materie und lebenden Organismen liegt nicht in dem Stoff, aus dem sie bestehen, sondern in der Organisation der biologischen Systeme. Der konstitutive Reduktionismus ist daher nicht umstritten. Praktisch alle Biologen akzeptieren die Thesen des konstitutiven Reduktionismus und haben dies (mit Ausnahme der Vitalisten) auch während der letzten zweihundert oder mehr Jahre getan. Autoren, die die konstitutive Reduktion bejahen, andere Formen der Reduktion jedoch ablehnen, sind *keine* Vitalisten, auch wenn einige Philosophen dies behaupten.

Erklärender Reduktionismus

Die Verfechter dieser Art von Reduktionismus gehen davon aus, daß man ein Ganzes nicht verstehen kann, solange man es nicht in seine Bestandteile zerlegt hat, und diese Bestandteile wiederum in ihre, bis hinunter zur untersten Hierarchieebene der Integration. Bei biologischen Erscheinungen würde dies bedeuten, daß man das Studium aller Phänomene auf die molekulare Ebene reduziert, d.h. „Molekularbiologie ist die ganze Biologie.“ Tatsächlich ist es richtig, daß eine solche erklärende Reduktion gelegentlich aufschlußreich ist. Man verstand die Funktionsweise der Gene erst, nachdem Watson und Crick die DNA-Struktur ausgeknobelt hatten. Auch in der Physiologie kann man die Funktionsweise eines Organs gewöhnlich nicht restlos verstehen, solange die Molekularprozesse auf der Zellebene nicht geklärt sind.

Es gibt jedoch eine Reihe ernstzunehmender Einschränkungen bei einer derartigen erklärenden Reduktion. Die eine ist die, daß Vorgänge auf der höheren hierarchischen Ebene häufig weitgehend unabhängig sind von denen auf den darunterliegenden Ebenen. Die Einheiten der unteren Ebenen werden möglicherweise so völlig integriert, daß sie auf den höheren Ebenen als Einheiten wirksam sind. Die Funktionsweise eines Gelenks beispielsweise kann ohne Kenntnis der chemischen Zusammensetzung des Knorpels erklärt werden. Darüber hinaus kann das Ersetzen der Gelenkoberfläche durch Plastik, wie es in der modernen Chirurgie getan wird, das normale Funktionieren eines Gelenks völlig wiederherstellen. Wahrscheinlich gibt es ebenso viele Fälle, in denen das Zerlegen eines Funktionssystems in seine Bestandteile nicht weiterhilft oder zumindest irrelevant ist, wie es Fälle gibt, wo dies von erklärendem Wert ist. Eine unkritische Anwendung der erklärenden Reduktion in der Geschichte der Biologie hat häufig mehr Schaden angerichtet als es Vorteile gebracht hat. Beispiele dafür sind die frühe Zelltheorie, derzufolge die Organismen als „eine Ansammlung von Zellen“ interpretiert wurden, oder die frühe Populationsgenetik, für die der Genotypus ein Aggregat unabhängiger Gene mit konstanten Fitnesswerten war.

Der extreme analytische Reduktionismus versagt, da er der Wechselwirkung der Komponenten eines komplexen Systems nicht das ihr zukommende Gewicht beimessen kann. Isoliert hat eine Komponente fast immer andere Eigenschaften als wenn sie Teil eines Ganzen ist, und in isoliertem Zustand enthüllt sie nicht, welchen Beitrag sie zu den Wechselwirkungen leistet. Warum der „atomisierte“ Ansatz außerordentlich unproduktiv ist, wenn man ihn auf komplexe Systeme anwendet, hat René Dubos (1965, S.337) ausgezeichnet beschrieben: „Bei den am weitesten verbreiteten und wahrscheinlich auch wichtigsten Lebensphänomenen sind die Bestandteile derart interdependent, daß sie ihren Charakter, ihre Bedeutung, ja sogar ihre Existenz selbst verlieren, wenn sie von

dem funktionalen Ganzen abgetrennt werden. Um sich mit Problemen organisierter Komplexität zu befassen, ist es daher entscheidend wichtig, Situationen zu erforschen, bei denen mehrere interrelationierte Systeme in integrierter Weise funktionieren.“

Die wichtigste Schlußfolgerung, die man aus einer kritischen Studie des erklärenden Reduktionismus ziehen kann, ist die, daß in Hierarchien oder Systemen die unteren Ebenen nur eine begrenzte Menge an Information über die Eigenarten und Prozesse der höheren Ebenen liefern. Wie der Physiker P. W. Anderson sagte (1972, S. 393–396): „Je mehr die Elementarteilchen-Spezialisten uns über die Natur der grundlegenden Gesetze mitteilen, um so weniger Bedeutung scheinen sie für die realen Probleme der restlichen Wissenschaft, geschweige denn der Gesellschaft, zu haben.“ Abgesehen davon ist es ziemlich irreführend, den Ausdruck „Reduktion“ auf eine analytische Methode anzuwenden.

Es gibt zahlreiche andere Möglichkeiten, wie man die Analyse komplexer biologischer Systeme erleichtern kann. Tiergenetik zum Beispiel wurde ursprünglich an Pferden, Rindern, Hunden und anderen großen Säugetieren studiert. Später stiegen die Genetiker auf Geflügel und mehrere Nagetierarten um. Um eine größere Zahl von Generationen pro Jahr und vielleicht auch einfachere genetische Systeme zu erhalten, wurden die Nagetiere nach 1910 in den meisten genetischen Laboratorien durch *Drosophila melanogaster* und andere *Drosophila*-Arten ersetzt. Dem folgte in den dreißiger Jahren eine Umstellung auf *Neurospora* und andere Fungusarten (Hefepilze). Heute schließlich arbeitet die Molekulargenetik überwiegend mit Bakterien (z. B. *Escherichia coli*) und verschiedenen Viren. Abgesehen von einer raschen Generationenfolge ging es dabei darum, immer einfachere genetische Systeme zu finden und von ihnen auf die komplexeren Systeme zu extrapolieren. Im großen und ganzen erfüllte sich diese Hoffnung; allerdings stellte sich schließlich heraus, daß das genetische System von Prokaryoten (Bakterien) und Viren nicht ganz mit dem der Eukaryoten vergleichbar ist, bei denen das genetische Material in komplexen Chromosomen angeordnet ist. Man muß bei der Vereinfachung also mit Bedacht vorgehen. Es besteht immer die Gefahr, daß man zu einem System übergeht, das in seiner Einfachheit immerhin so verschieden ist, daß kein Vergleich mehr möglich ist.

Theorie-Reduktionismus

Diese Art von Reduktionismus postuliert, die in einem Gebiet der Wissenschaft (gewöhnlich einem komplexeren oder einem in der Hierarchie höher stehenden Gebiet) formulierten Theorien und Gesetze ließen sich als Sonderfälle der in einem anderen Zweig der Wissenschaft formulierten Theorien und Gesetze nachweisen. Wenn man dies erfolgreich durchführt, so hat man – in der seltsamen Sprache gewisser Wissenschaftsphilosophen – einen Zweig der Wissenschaft auf einen anderen „reduziert“. Greifen wir einen spezifischen Fall heraus: Die Biologie gilt als auf die Physik reduziert, wenn die Ausdrücke der Biologie in Ausdrücken der Physik definiert sind und die Gesetze der Biologie von den Gesetzen der Physik abgeleitet werden.

Eine derartige Reduktion der Theorie ist in der Physik und verwandten Naturwissenschaften wiederholt versucht worden, aber laut Popper (1974) niemals ganz gelungen. Ich kenne keine biologische Theorie, die jemals auf eine physikalisch-chemische Theorie reduziert worden wäre. Die Behauptung, die Genetik sei nach Entdeckung der

Strukturen der DNA, der RNA und bestimmter Enzyme auf die Chemie reduziert worden, ist nicht berechtigt. Zwar wurde damit die chemische Natur einer Reihe sogenannter „schwarzer Kästen“ geklärt, doch berührte dies in keiner Weise den Charakter der Theorie der Transmissionsgenetik. So erfreulich es auch ist, die klassische genetische Theorie nunmehr durch eine chemische Analyse ergänzen zu können, so bedeutet dies nicht im geringsten eine Reduktion auf die Chemie. Die wesentlichen Begriffe der Genetik, wie Gen, Genotypus, Mutation, Diploidie, Heterozygotie, Segregation, Rekombination usw., sind ganz und gar keine chemischen Begriffe, und man würde in einem Chemielehrbuch vergeblich nach ihnen suchen.

Dem Theorie-Reduktionismus liegt ein Irrtum zugrunde, denn er verwechselt *Prozesse* und *Begriffe*. Wie Beckner (1974) hervorgehoben hat, sind biologische Vorgänge wie Meiose, Gastrulation und Symbiose zwar gleichzeitig auch chemische und physikalische Prozesse, doch sind sie keine chemischen oder physikalischen, sondern ausschließlich biologische Begriffe und können nicht auf physikalisch-chemische Begriffe reduziert werden. Darüber hinaus ist jede angepaßte Struktur das Resultat der Selektion, aber auch das ist wiederum ein Begriff, der sich nicht in strikt physikalisch-chemischer Form ausdrücken läßt.

Diese Art von Reduktionismus ist ein Irrtum, da er es unterläßt, die Tatsache zu erwägen, daß dasselbe Ereignis in mehreren verschiedenen Begriffsschemata völlig verschiedene Bedeutungen haben kann. Das Werben eines männlichen Tieres z. B. läßt sich völlig in der Sprache und innerhalb des Begriffsrahmens der Physik und verwandten Naturwissenschaften beschreiben (Lokomotion, Energieumsatz, Stoffwechselvorgänge und so weiter), aber es kann ebenso im Rahmen der Verhaltensbiologie oder der Fortpflanzungsbiologie beschrieben werden. Das gleiche gilt für viele andere Ereignisse, Eigenschaften, Beziehungen und Vorgänge, die lebende Organismen betreffen. Arten, Konkurrenz, Revier, Migration und Überwinterung sind Beispiele organismischer Erscheinungen, bei denen eine rein physikalische Beschreibung bestenfalls unvollständig und gewöhnlich biologisch irrelevant ist.

Zu dieser Erörterung des Reduktionismus läßt sich zusammenfassend sagen, daß die Analyse von Systemen zwar eine wertvolle Methode ist, daß die Versuche einer „Reduktion“ rein biologischer Phänomene oder Begriffe auf Gesetze der Physik und verwandter Naturwissenschaften jedoch selten, wenn überhaupt jemals, zu irgendwelchen Fortschritten unseres Verständnisses geführt haben. Die Reduktion ist bestenfalls ein nichtssagender, noch häufiger aber ein irreführender und nutzloser Ansatz. Diese Nutzlosigkeit zeigt sich in besonders aufschlußreicher Weise bei dem Phänomen der Emergenz.

Emergenz

Systeme haben fast immer die Besonderheit, daß sich die Eigenschaften des Ganzen nicht (und zwar nicht einmal in der Theorie) aus einer auch noch so vollständigen Kenntnis der Bestandteile, einzeln genommen oder in anderen Teilkombinationen, ableiten lassen. Man bezeichnet dieses Auftreten neuer Eigenschaften in einem Ganzen als *Emergenz* [9] und zieht diesen Begriff häufig bei dem Versuch heran, so schwierige Phänomene wie Leben, Geist und Bewußtsein zu erklären. Tatsächlich jedoch ist die Emergenz für inorganische Systeme nicht weniger charakteristisch. Schon 1868 stellte

T.H. Huxley fest, die besondere Eigenschaft des Wassers, seine „Wässerigkeit“, ließe sich nicht aus unserer Kenntnis der Eigenschaften von Wasserstoff und Sauerstoff ableiten. Mehr als jeder andere war Lloyd Morgan (1894) für die Anerkennung der Bedeutung der Emergenz verantwortlich. Es besteht kein Zweifel daran, sagte er, „daß materielle Gebilde auf verschiedenen Organisationsstufen neue und unerwartete Phänomene aufweisen und daß diese die überraschendsten Züge von Anpassungsmechanismen einschließen“. Solche Emergenz ist eine durchaus universelle Erscheinung. Wie Popper sagte, „leben wir in einem Universum entstehender Neuartigkeit“ (1974, S. 281). Emergenz ist ein beschreibendes Konzept, das – vor allem in komplexeren Systemen – der Analyse nicht zugänglich zu sein scheint. Wenn man einfach sagt, wie einige Autoren dies getan haben, Emergenz sei durch Komplexität bedingt, so ist das natürlich keine Erklärung. Vielleicht die zwei interessantesten Merkmale neuer „Ganzheiten“ sind (1) daß sie ihrerseits wiederum zu Bestandteilen von auf noch höherem Niveau eingestuften Systemen werden und (2) daß die „Ganzheiten“ die Eigenschaften von Bestandteilen auf niedrigeren Ebenen beeinflussen können. Das letzte Phänomen wird gelegentlich als „Abwärtskausalität“ bezeichnet (Campbell, 1974, S. 182). Die Theorie von der Emergenz ist eine durch und durch materialistische Philosophie. Wer sie ablehnt, wie Rensch (1971; 1974), sieht sich gezwungen, pan-psychische oder hylozoische Materietheorien heranzuziehen.

Zwei Einwände gegen die Emergenztheorie müssen als falsch zurückgewiesen werden. Der erste besagt, die Anhänger der Emergenzlehre seien Vitalisten. Tatsächlich traf dieser Vorwurf auf einige der Anhänger der Emergenztheorie im 19. und frühen 20. Jahrhundert zu, doch gilt er nicht für die modernen Vertreter dieser Theorie, die uneingeschränkt die konstitutive Reduktion verfechten und somit per definitionem Nicht-Vitalisten sind. Der zweite Vorwurf ist, die Emergenztheorie schließe die Überzeugung ein, Organismen könnten nur als „Ganzheiten“ untersucht werden und jede Analyse, die darüber hinaus gehe, sei abzulehnen. Es mag sein, daß es ein paar Holisten gegeben hat, die einen solchen Anspruch erhoben haben, aber diese Ansicht ist mit Sicherheit 99 Prozent aller Vertreter der Emergenzlehre fremd. Sie behaupten nicht mehr, als daß die erklärende Reduktion unvollständig ist, da in hierarchischen Systemen auf höheren Komplexitätsebenen neue und zuvor nicht erkennbare Merkmale auftreten. Daher müssen komplexe Systeme auf jeder Ebene untersucht werden, da jede Ebene Eigenschaften besitzt, die auf darunterliegenden Ebenen nicht zutage treten.

Einige neuere Autoren haben den Ausdruck „Emergenz“ als mit einem unerwünschten metaphysischen Beigeschmack belastet abgelehnt. Simpson (1946 b) hat sie als Kompositionsmethode („compositional“ method) bezeichnet, Lorenz (1973 a) als Fulguration. Heutzutage haben jedoch so viele Autoren den Ausdruck „Emergenz“ übernommen und dieser ist, wie der Ausdruck „Selektion“, durch die häufige Benutzung derart „gereinigt“ worden (durch Ausschaltung vitalistischer und finalistischer Begriffsinhalte), daß ich keinen Grund sehe, ihn nicht zu übernehmen.

Die hierarchische Struktur lebender Systeme

Komplexe Systeme haben sehr oft eine hierarchische Struktur (Simon, 1962), die Einheiten einer Ebene werden zu neuen Einheiten der nächst höheren Ebene verbunden, wie Zellen zu Geweben, Gewebe zu Organen und Organe zu Funktionssystemen. Die hierar-

chische Organisation findet sich auch in der unbelebten Welt, denken wir z. B. an Elementarteilchen, Atome, Moleküle, Kristalle usw., bei lebenden Systemen aber ist sie von besonderer Bedeutung. Pattee (1973) postuliert, daß alle Probleme der Biologie, insbesondere jene, die mit der Emergenz zu tun haben (siehe unten), letztlich Probleme der hierarchischen Organisation seien.

Trotz des weitverbreiteten Interesses an Hierarchien herrscht immer noch relative Unsicherheit hinsichtlich der Klassifikation von Hierarchien und hinsichtlich der speziellen Eigenschaften verschiedener Arten von Hierarchien. In der Biologie haben wir es anscheinend mit zwei Typen von Hierarchien zu tun. Das eine sind die *konstitutiven Hierarchien*, wie die Reihe Makromolekül, Zellorganelle, Zelle, Gewebe, Organ und so weiter. In einer derartigen Hierarchie werden die Elemente einer niedrigeren Ebene, sagen wir einmal der Gewebe, zu neuen Einheiten (Organen) verbunden, die einheitliche Funktionen und durch Emergenz entstandene Merkmale besitzen. Die Bildung konstitutiver Hierarchien ist eins der charakteristischsten Merkmale lebender Organismen. Auf jeder Ebene treten andere Probleme auf, werden andere Fragen gestellt und andere Theorien formuliert. Jede dieser Ebenen hat zur Entstehung eines getrennten Zweiges der Biologie geführt: Moleküle zur Molekularbiologie, Zellen zur Zytologie, Gewebe zur Histologie usw. bis hin zur Biogeographie und der Erforschung von Ökosystemen. Herkömmlicherweise ist die Anerkennung dieser Hierarchiestufen eine der Methoden der Unterteilung der Biologie in einzelne Gebiete gewesen. Welcher besonderen Stufe ein Forscher sich zuwendet, hängt von seinen Interessen ab. Ein Molekularbiologe ist einfach nicht an den Problemen des Funktionsmorphologen oder des Zoogeographen interessiert, und umgekehrt. Die Probleme und Resultate auf anderen Ebenen sind gewöhnlich für die auf einem anderen Hierarchieniveau arbeitenden Forscher weitgehend irrelevant. Um ein volles Verständnis der Lebenserscheinungen zu erwerben, ist es erforderlich, jede Ebene zu erforschen; allerdings tragen, wie schon weiter oben betont, die auf den niedrigeren Ebenen erzielten Ergebnisse gewöhnlich sehr wenig zur Lösung der auf den höheren Ebenen auftretenden Probleme bei. Wenn ein bekannter Nobelpreisträger der Biochemie sagte: „Es gibt nur eine Biologie, und das ist die Molekularbiologie“, bewies er damit lediglich seine Unkenntnis und sein mangelndes Verständnis der Biologie.

Angeichts so vieler Komponenten, die zum Funktionieren eines biologischen Systems beitragen, ist es für den arbeitenden Wissenschaftler eine Frage der Strategie und seiner Interessen, zu entscheiden, welche Ebene er erforschen will, um damit unter den gegenwärtigen Umständen den größten Beitrag zum vollen Verständnis des Systems zu leisten. Dazu gehört auch die Entscheidung, bestimmte „schwarze Kästen“ unangetastet zu lassen.

Eine völlig andere Art von Hierarchie können wir als *Aggregationshierarchie* bezeichnen. Das bekannteste Paradigma dafür ist das Linnaeische System taxonomischer Kategorien, von den Arten über Gattung und Familie bis hin zu Stamm und Reich. Diese Anordnung ist ausschließlich aus Bequemlichkeitsgründen vorgenommen worden. Die Einheiten der unteren Ebene, z. B. die Arten einer Gattung, oder die Gattungen einer Familie, werden nicht durch irgendeine Wechselwirkung zu neu entstehenden Einheiten, neuen „Ganzheiten“, einer höheren Ebene verbunden. Stattdessen ordnen die Taxonomen Gruppen von Taxa in immer höhere Kategorien ein. Die Gültigkeit dieser Feststellung wird nicht durch die Tatsache geschmälert, daß die Mitglieder eines (natürlichen) höheren Taxons Abkömmlinge von einem gemeinsamen Vorfahren sind. Derar-

tige Hierarchien, die dadurch entstehen, daß man Kategorien dem Rang nach anordnet, dienen im wesentlichen lediglich der Klassifikation. Es ist mir nicht bekannt, in welchem Maße es noch weitere Typen von Hierarchien geben mag.

Holismus-Organizismus

Tiefdenkende Biologen sind, schon seit Aristoteles, mit einem rein atomistisch-reduktionistischen Herangehen an die Probleme der Biologie unzufrieden gewesen. Die Mehrheit der Biologen betonte einfach die Ganzheit, d. h. die Integration von Systemen. Andere wichen der wissenschaftlichen Erklärung aus, indem sie Zuflucht zu metaphysischen Kräften nahmen. Bis ins 20. Jahrhundert hinein war der Vitalismus die bevorzugte Erklärung. Als Smuts (1926) den passenden Ausdruck „Holismus“ einführte, um auszudrücken, daß das Ganze mehr ist als die Summe seiner Teile, verband er ihn mit vitalistischen Vorstellungen, die leider den sonst so geeigneten Namen „Holismus“ von Anfang an belastet haben. Die Ausdrücke „organismisch“ und „Organizismus“ wurden anscheinend von Ritter (1919) geprägt und werden heute in relativ weiten Kreisen benutzt, beispielsweise von Beckner (1974, S. 163). Bertalanffy (1952) führte etwa dreißig Autoren an, die ihr Einverständnis mit einem holistisch-organismischen Ansatz bekundet hatten. Diese Liste ist jedoch höchst unvollständig, enthält sie doch noch nicht einmal die Namen Lloyd Morgan, Jan Smuts und J. S. Haldane. François Jacobs (1970) Idee des „Integron“ ist eine außerordentlich überzeugend vorgebrachte Bejahung des organismischen Denkens.

Im Gegensatz zu den früheren holistischen Vorschlägen, die gewöhnlich mehr oder weniger vitalistisch waren, sind die neueren Theorien streng materialistisch. Sie betonen, daß die Einheiten auf höheren hierarchischen Ebenen mehr sind als die Summe ihrer Teile und daß somit eine Zerlegung in die Bestandteile immer einen ungelösten Rest übrigläßt, mit anderen Worten, daß die erklärende Reduktion zu keinem Erfolg führt. Wichtiger ist, daß sie die Autonomie der Probleme und Theorien auf jeder dieser Ebenen und letztlich die Autonomie der Biologie als Gesamtheit hervorheben. Die Wissenschaftsphilosophie kann es sich nicht länger leisten, die organismische Vorstellung der Biologie als etwas Vitalistisches und daher zur Metaphysik Gehörendes zu ignorieren. Eine Wissenschaftsphilosophie, die sich auf das an unbelebten Objekten Beobachtbare beschränkt, ist beklagenswert unvollständig.

Viele Wissenschaftler konzentrieren sich auf das Studium isolierter Objekte und Vorgänge und behandeln diese, als ob sie in einem Vakuum existierten. Vielleicht der wichtigste Aspekt des Holismus ist der, daß er Gewicht auf Beziehungen legt. Ich persönlich bin immer der Meinung gewesen, daß man sich nicht genügend mit Beziehungen befaßt. Aus diesem Grund habe ich den Artbegriff einen Beziehungsbegriff genannt, und aus diesem Grund befassen meine Arbeiten über die genetische Revolution (1954) und über den Zusammenhalt des Genotypus (1975) sich beide mit Beziehungsphänomenen. Auch mein Angriff auf die „Bohnensack“-Genetik (1959 d) geht auf dieselbe Wurzel zurück (siehe Kap. 13).

Ich stehe mit dieser Meinung nicht allein. Der Maler Georges Braque (1882–1963) hat erklärt: „Ich glaube nicht an Dinge, ich glaube nur an ihre Beziehungen zueinander.“ Und natürlich hat Einstein seine gesamte Relativitätslehre auf der Betrachtung der Beziehung aufgebaut. Bei der Erörterung der sich verändernden Auslesewerte von Ge-

nen in unterschiedlichen Genumwelten habe ich diese Vorstellung – etwas scherzhaft – die Relativitätstheorie der Gene genannt.

Die Begriffsstruktur der Biologie

Bei meinem Vergleich zwischen Biologie und den exakten Wissenschaften habe ich bisher die Biologie so behandelt, als sei sie eine homogene Wissenschaft. Das ist natürlich nicht richtig. Tatsächlich ist die Biologie diversifiziert und auf mehrere wichtige Arten heterogen. Jahrtausende hindurch sind die biologischen Phänomene unter zwei Überschriften zusammengefaßt worden: Medizin (Physiologie) und Naturgeschichte. Dies war in der Tat eine bemerkenswerte kluge Aufteilung, weit scharfsichtiger als spätere Bezeichnungen wie Zoologie, Botanik, Mykologie, Zytologie oder Genetik. Denn man kann die Biologie einteilen in das Studium der unmittelbaren Ursachen, d. h. in den Gegenstand der physiologischen Wissenschaften (im weiteren Sinne), und in das Studium der letzten (evolutionären) Ursachen als den Gegenstand der Naturgeschichte (Mayr, 1961).

Was unmittelbare und evolutionäre Ursachen sind, läßt sich am besten anhand eines konkreten Beispiels erläutern. Warum begann ein bestimmter Baumsänger im klimatisch gemäßigten Nordamerika seinen Flug in den Süden in der Nacht vom 25. August? Die unmittelbaren Ursachen sind, daß der Vogel, da er zu einer auf den Photoperiodismus reagierenden Zugvogelart gehört, zu diesem Zeitpunkt physiologisch bereit geworden war, fortzuziehen, denn die Anzahl der Tageslichtstunden war unter eine bestimmte Schwelle abgesunken; darüber hinaus begünstigten die Wetterbedingungen (Wind, Temperatur, Luftdruck) den Abflug im Laufe dieser Nacht. Doch eine Zwergohreule und ein Kleiber, die in demselben Waldstück lebten und derselben Abnahme des Tageslichts und denselben Wetterbedingungen ausgesetzt waren, zogen nicht in den Süden; tatsächlich blieben diese anderen Arten, da ihnen der Wanderdrang fehlt, während des ganzen Jahres in der gleichen Gegend. Es liegt also auf der Hand, daß es eine völlig andere zweite Gruppe ursächlicher Faktoren geben muß, die für die Unterschiede zwischen den Zug- und Standvogelarten verantwortlich ist. Sie besteht in einem während Jahrtausenden und Jahrmillionen der Evolution durch die natürliche Auslese erworbenen Genotypus, der bestimmt, ob eine Population oder Art seßhaft ist oder nicht. Ein insektenfressender Baumsänger oder Fliegenschnäpper wird zum Zugvogel ausgelesen worden sein, da er andernfalls im Winter verhungern würde. Bei anderen Arten, die den ganzen Winter über ihre Nahrung finden können, wird die Selektion dahingehend gewirkt haben, daß sie den gefährlichen und für sie unnötigen Vogelzug vermeiden.

Um ein weiteres Beispiel zu nennen: Für den sexuellen Dimorphismus dürften hormonale oder genetische Wachstumsfaktoren die unmittelbare Ursache sein, während die sexuelle Auslese oder ein Auslesevorteil einer abweichenden Nutzung der Nahrungsni-sche vielleicht die mittelbare Ursache ist. Jedes biologische Phänomen ist durch diese beiden voneinander unabhängigen Arten von Kausalität bedingt.

Über den Ursprung der Termini unmittelbar-mittelbar (*proximate-ultimate*) herrscht erhebliche Ungewißheit. Herbert Spencer und George Romanes haben diese Ausdrücke ziemlich vage gebraucht, während John Baker anscheinend der erste war, der zwischen eindeutig mittelbaren Ursachen, die für die Evolution eines gegebenen genetischen Programms verantwortlich sind (Selektion), und unmittelbaren Ursachen unterschieden

hat, die sozusagen für das Auslösen der gespeicherten genetischen Information als Reaktion auf momentane Umweltreize verantwortlich sind: „So ist vermutlich die reiche Fülle an Insekten als Nahrung für die Jungen [in bestimmten Monaten] die mittelbare, und die Tageslänge die unmittelbare Ursache einer Fortpflanzungsperiode.“ (Baker, 1938, S. 162).

Die beiden Biologien, die sich mit jeweils dem einen oder anderen dieser zwei Typen von Kausalität befassen, sind bemerkenswert eigenständig. Die unmittelbaren Ursachen beziehen sich auf die Funktionen eines Organismus und seiner Bestandteile sowie auf seine Entwicklung, von der funktionalen Morphologie bis hinunter zur Biochemie. Dagegen versuchen evolutionäre, historische oder mittelbare Ursachen zu erklären, warum ein Organismus so ist, wie er ist. Organismen gehorchen also – im Gegensatz zu unbelebten Gegenständen – zwei verschiedenen Reihen von Kausalitäten, weil sie ein genetisches Programm besitzen. Unmittelbare Ursachen haben mit dem Entschlüsseln des Programms eines gegebenen Individuums zu tun; evolutionäre Ursachen haben mit den Veränderungen genetischer Programme im Laufe der Zeit und mit den Gründen für diese Veränderungen zu tun.

Der Funktionsbiologe befaßt sich im wesentlichen mit der Wirkungsweise und den wechselseitigen Beziehungen struktureller Elemente, von den Molekülen bis hin zu Organen und ganzen Individuen. Die Frage, die er immer wieder stellt, lautet: „Wie?“ Wie arbeitet etwas, wie funktioniert es? Der Funktionsanatom, der ein Gelenk untersucht, bedient sich der gleichen Methode und geht in gleicher Weise vor wie der Molekularbiologe, der die Wirkungsweise der DNA-Moleküle bei der Übertragung genetischer Information studiert. Der Funktionsbiologe versucht, die spezielle Komponente, die er studiert, zu isolieren, und befaßt sich bei seinen Untersuchungen gewöhnlich jeweils nur mit einem einzelnen Lebewesen, einem einzelnen Organ, einer einzelnen Zelle oder einem einzelnen Teil einer Zelle. Er versucht, alle Variablen auszuschalten oder unter Kontrolle zu bringen und wiederholt seine Experimente unter konstanten oder geplant wechselnden Bedingungen so lange, bis er die Funktion des untersuchten Elements geklärt zu haben glaubt. Die Haupttechnik des Funktionsbiologen ist das Experiment, und er geht im wesentlichen genauso an seine Aufgabe heran wie der Physiker oder Chemiker. Ja er kann, wenn er das untersuchte Phänomen gut genug von den Komplikationen des Organismus isoliert, sogar das Ideal eines rein physikalischen oder chemischen Experiments erreichen. Ungeachtet gewisser Grenzen dieser Methode, muß man dem Funktionsbiologen zustimmen, daß eine solche vereinfachte Methode eine absolute Notwendigkeit ist, will er sein Ziel erreichen. Der spektakuläre Erfolg der biochemischen und biophysikalischen Forschung beweist die Berechtigung dieses direkten, wenn auch deutlich vereinfachenden Vorgehens (Mayr, 1961). Methodik und Leistungen der funktionalen Biologie, von William Harvey über Claude Bernard bis hin zur Molekularbiologie, sind kaum umstritten.

Jeder Organismus, ob ein einzelnes Lebewesen oder eine Art, ist das Produkt einer langen Geschichte, einer Geschichte, die mehr als drei Milliarden Jahre zurückreicht. Wie Max Delbrück (1949, S. 173) sagte: „Ein erfahrener Physiker, der zum ersten Mal die Probleme der Biologie kennenlernt, findet es unfassbar, daß es in der Biologie keine ‚absoluten Phänomene‘ gibt. Alles ist zeitgebunden und raumgebunden. Das Tier, die Pflanze oder der Mikroorganismus, mit dem er arbeitet, ist nichts als ein Glied in einer Evolutionskette sich wandelnder Formen, von denen keine eine bleibende Gültigkeit besitzt.“

Es gibt in einem Organismus kaum eine Struktur oder Funktion, die man völlig verstehen kann, solange man diesen geschichtlichen Hintergrund nicht mit in Betracht zieht. Die Ursachen für die bestehenden Merkmale und vor allem für die Anpassungen von Organismen zu finden, ist die Hauptbeschäftigung des Evolutionsbiologen. Er ist von der enormen Vielseitigkeit der organischen Welt beeindruckt und nicht weniger von dem Weg, auf dem sie entstanden ist. Er erforscht die Kräfte, die die Änderungen in Faunen und Floren hervorrufen (wie sie zum Teil durch die Paläontologie belegt sind), und die einzelnen Schritte, mit denen sich die wunderbaren Anpassungen entwickelt haben, die für jeden Aspekt der organischen Welt so bezeichnend sind.

In der Evolutionsbiologie werden fast alle Erscheinungen und Vorgänge durch Schlüsse erklärt, die auf der Grundlage vergleichender Studien gezogen werden. Diese wiederum bauen auf sehr sorgfältigen und ins Einzelne gehenden beschreibenden Studien auf. Man übersieht gelegentlich, eine wie wesentliche Komponente in der Methode der Evolutionsbiologie die zugrundeliegende beschreibende Arbeit ist. Die begrifflichen Durchbrüche eines Darwin, Weismann, Jordan, Rensch, Simpson und Whitman wären ohne die solide Grundlage der beschreibenden Forschung, auf der diese ihre theoretischen Gebäude aufbauen konnten, praktisch unmöglich gewesen (Lorenz, 1973). In ihren Anfängen war die Naturgeschichte zwangsläufig rein beschreibend, und das gleiche gilt für die frühe Anatomie. Die Bemühungen der Systematiker des 18. und 19. Jahrhunderts, die Vielfalt der Natur zu klassifizieren, wuchsen mehr und mehr über die einfache Beschreibung hinaus. Nach 1859 stand die Autonomie der Evolutionsbiologie als einer legitimen biologischen Disziplin nicht mehr in Frage.

Die funktionale Biologie ist oft als quantitativ bezeichnet worden, wohingegen es in vielen Fällen gerechtfertigt ist, die Evolutionsbiologie als qualitativ zu bezeichnen. Während der Aristoteles-feindlichen Periode der naturwissenschaftlichen Revolution hatte der Ausdruck „qualitativ“ eine abwertende Bedeutung. Trotz der Anstrengungen von Leibniz und anderen weitblickenden Autoren blieb dies so bis zur Darwinschen Revolution, unter deren befreiendem Einfluß ein Wandel im geistigen Klima stattfand, der die Entstehung der Evolutionsbiologie möglich machte.

Diese Revolution war nicht sofort erfolgreich. Viele Physiker und Funktionsbiologen weigerten sich beharrlich, das besondere Wesen der Evolutionsbiologie zu verstehen. Driesch bemerkt in seiner Autobiographie, die er in den dreißiger Jahren unseres Jahrhunderts schrieb, mit beträchtlicher Genugtuung, „heute werden die biologischen Professuren eigentlich nur noch an ‚experimentelle‘ vergeben, ja das systematische Problem tritt wohl gar allzusehr in den Hintergrund.“ Die Existenz der Evolutionsbiologie nahm er gar nicht zur Kenntnis. Diese Einstellung war unter Experimentalbiologen weit verbreitet.

Haeckel (1877) war vermutlich der erste Biologe, der sich heftig der Auffassung widersetzte, alle Naturwissenschaft müsse wie die Physik sein oder sich auf Mathematik gründen. Er beharrte darauf, die Evolutionsbiologie sei eine historische Wissenschaft. Insbesondere die Erforschung der Embryologie, Paläontologie und Phylogenie seien historischer Natur, sagte er. Statt „historisch“ würden wir heutzutage vielleicht sagen, „durch historisch erworbene genetische Programme und deren Veränderungen in der geschichtlichen Zeit gesteuert“. Leider setzte sich dieser Standpunkt nur sehr langsam durch. Als Baldwin im Jahre 1909 darauf hinwies, wie sehr sich das Denken der Biologen gewandelt habe, seit der Darwinismus akzeptiert werde, schloß er mit den Worten: „Jetzt, zu Beginn des 20. Jahrhunderts ist die Herrschaft der Physik und der Gesetze der

Mechanik über den wissenschaftlichen und philosophischen Geist vorbei.“ Mit diesem Optimismus täuschte er sich: heute noch schreiben viele Philosophen so, als hätte es nie einen Darwin gegeben und als sei die Evolutionsbiologie nicht ein Teil der Naturwissenschaft.

Historische Darstellungen und die Evolutionsbiologie

Als sich die Wissenschaftsphilosophie zu entwickeln begann, gründete sie sich fest und sicher auf die Physik, insbesondere auf die Mechanik, in der man Prozesse und Ereignisse als Folge spezifischer Gesetze erklären kann und in der Voraussage und Kausalität symmetrisch sind. Geschichtlich bedingte wissenschaftliche Phänomene dagegen passen nicht gut in diesen Begriffsrahmen. Der Physiker Hermann Bondi (1977, S.6) bemerkte sehr richtig: „Jede Theorie über den Ursprung des Sonnensystems, den Ursprung des Lebens auf der Erde, den Ursprung des Universums ist [verglichen mit den konventionellen physikalischen Theorien] insofern exzeptioneller Natur, als sie ein in gewissem Sinne einzigartiges Ereignis zu beschreiben versucht.“ In der Tat ist die Einzigartigkeit das hervorragende Charakteristikum jedes Ereignisses im geschichtlichen Ablauf der Evolution.

Mehrere Wissenschaftsphilosophen haben daher argumentiert, Erklärungen in der Evolutionsbiologie würden nicht von Theorien geliefert, sondern von „historischen Darstellungen“ (*historical narratives*). So sagte zum Beispiel T.A. Goudge (1961, S.65–79): „Darstellende Erklärungen kommen an solchen Stellen in die Evolutionstheorie hinein, an denen einzelne Ereignisse von großer Bedeutung für die Geschichte des Lebens erörtert werden ... Darstellende Erklärungen werden ohne Erwähnung irgendeines allgemeinen Gesetzes konstruiert. ... Wann immer eine darstellende Erklärung eines Ereignisses in der Evolution notwendig wird, ist dieses Ereignis kein Fall unter vielen derselben Art [Klasse], sondern ein einzelnes Geschehnis, etwas, das nur ein einziges Mal geschehen ist und sich nicht [auf die gleiche Weise] wiederholen kann. ... Historische Erklärungen bilden einen wesentlichen Bestandteil der Evolutionstheorie.“ Morton White (1963) hat diese Gedanken weiterentwickelt. Die Vorstellung von Zentralthemen ist für die logische Struktur historischer Darstellungen von entscheidender Bedeutung. Jede phyletische Linie, jede Fauna (in der Zoogeographie) oder jedes höhere Taxon ist ein Zentralthema im Sinne der Theorie der historischen Darstellung und besitzt Kontinuität in der Zeit. Zu den Zweigen der Naturwissenschaft, in denen historische Darstellungen eine wichtige Rolle spielen, gehören Kosmogonie, Geologie, Paläontologie (Phylognese) und Biogeographie.

Historische Darstellungen besitzen einen erklärenden Wert, weil frühere Ereignisse in einer historischen Abfolge gewöhnlich einen kausalen Beitrag zu späteren Ereignissen leisten. Ein Beispiel: Das Aussterben der Dinosaurier am Ende der Kreidezeit ließ eine große Zahl ökologischer Nischen frei werden und bereitete der spektakulären Ausbreitung der Säugetiere während des Paläozän und Eozän den Weg. Historische Darstellung dient also unter anderem dem Entdecken von Ursachen für die nachfolgenden Ereignisse.

Den Axiomen der essentialistischen Logik verhaftete Philosophen scheinen große Schwierigkeiten zu haben, die besondere Natur der Einzigartigkeit und der historischen Abfolge von Ereignissen zu verstehen. Ihren Versuchen, die Bedeutung historischer

Darstellungen zu leugnen oder sie im Sinne umfassender Gesetze zu axiomatisieren, fehlt es an Überzeugungskraft.

Der charakteristischste Aspekt der Evolutionsbiologie sind die Fragen, die sie stellt. Statt sich auf das Was? und Wie? zu konzentrieren, wie es die Biologie der unmittelbaren Ursachen tut, fragt sie nach dem Warum: Warum sind bestimmte Organismen einander sehr ähnlich, während andere völlig verschiedenartig sind? Warum haben die meisten Arten von Lebewesen zwei Geschlechter? Warum gibt es eine solche Vielfalt von Tier- und Pflanzenleben? Warum sind die Faunen einiger Gegenden reich an Arten und die anderer Gegenden arm?

Die Merkmale eines Lebewesens müssen entweder von einem Vorfahren stammen oder im individuellen Leben erworben worden sein, weil sie einen Selektionsvorteil hatten. Die Frage „warum?“ in der Bedeutung von „zu welchem Zweck“ ist in der Welt der unbelebten Objekte sinnlos. Man kann fragen „warum ist die Sonne heiß?“, aber nur in dem Sinne von „wie kommt es, daß sie heiß ist?“. In der lebenden Welt dagegen hat die Frage nach dem „wofür“ einen großen heuristischen Wert. Die Frage „Warum haben die Venen Ventile?“ trug zu Harveys Entdeckung des Blutkreislaufs bei. Mit der Frage „warum machen die Zellkerne während der Mitose den komplexen Vorgang der Reorganisation durch, statt sich einfach in der Hälfte zu teilen?“ gelangte Roux (1883) zur ersten richtigen Interpretation der Zellteilung. Er hatte erkannt: „Die Frage nach der Bedeutung eines biologischen Vorganges kann in zweifacher Beziehung gestellt werden. Einmal in Beziehung auf die Funktion desselben für das biologische Gebilde, an welchem er vorkommt; zweitens aber kann die kausale Bedeutung, können die Ursachen, denen er seine Entstehung und seinen Fortgang verdankt, Gegenstand unseres Interesses und unserer Forschung sein.“ Daher muß der Evolutionsbiologe bei seinem Bemühen, evolutionäre Kausalitäten zu analysieren, immer Warum-Fragen stellen.

Alle biologischen Prozesse haben sowohl eine unmittelbare als auch eine evolutionäre Ursache. Es hat in der Geschichte der Biologie schon viel Verwirrung gestiftet, wenn sich Autoren ausschließlich entweder auf unmittelbare oder auf mittelbare Ursachen konzentriert haben. Nehmen wir z. B. die Frage „Was ist der Grund für sexuellen Dimorphismus?“. T. H. Morgan (1932) spottete über die Evolutionsbiologen, weil sie über die Frage spekulierten, wo, wie er sagte, die Antwort doch so einfach sei: männliche und weibliche Gewebe reagieren während der Ontogenie auf jeweils unterschiedliche hormonale Einflüsse. Er hat sich niemals über die evolutionsbiologische Frage Gedanken gemacht, warum die Hormonsysteme von Männchen und Weibchen verschieden sind. Die Rolle des geschlechtlichen Dimorphismus bei der Werbung und anderen Verhaltensweisen sowie in ökologischen Zusammenhängen war für ihn ohne Interesse.

Oder ein anderes Beispiel: Was ist die Bedeutung der Befruchtung? Verschiedene Funktionsbiologen ließen sich bei Betrachtung dieser Frage von der Tatsache beeindrucken, daß das unbefruchtete Ei in einem Ruhezustand ist, während die Entwicklung (erkennbar an der ersten Furchungsteilung) fast unmittelbar nach Eindringen des Spermatozoons in das Ei einsetzt. Der Zweck der Befruchtung, so stellten einige Funktionsbiologen fest, sei daher das Auslösen der Entwicklung. Dagegen wiesen die Evolutionsbiologen darauf hin, daß bei parthenogenetischen Arten keine Befruchtung nötig sei, um die Entwicklung beginnen zu lassen; sie kamen zu dem Schluß, der wahre Zweck der Befruchtung sei eine Neukombination von väterlichen und mütterlichen Genen; diese Rekombination erzeugt die genetische Variabilität, also das Material der natürlichen Auslese (Weismann, 1886).

Aus diesen Beispielen geht ohne jeden Zweifel hervor, daß kein biologisches Problem restlos gelöst ist, solange nicht sowohl die unmittelbare als auch die evolutionäre Kausalität geklärt sind. Das Studium der evolutionären Ursachen ist ein ebenso legitimer Bestandteil der Biologie wie das Studium der gewöhnlich physikalisch-chemischen unmittelbaren Ursachen. Die Biologie des Ursprungs genetischer Programme und ihrer Veränderungen im Laufe der Evolution, der Geschichte ist genauso wichtig wie die Biologie der Übersetzung (Entschlüsselung) genetischer Programme, d. h. wie das Studium der unmittelbaren Ursachen. Die Annahme von Julius von Sachs, Jacques Loeb und anderen unkritischen Mechanisten, die Biologie bestehe ausschließlich aus der Erforschung unmittelbarer Ursachen, ist erwiesenermaßen falsch.

Eine neue Philosophie der Biologie

Heute ist klar, daß eine neue Philosophie der Biologie notwendig ist. Diese sollte die kybernetisch-funktional-organisatorischen Vorstellungen der funktionalen Biologie beinhalten und verbinden mit den Begriffen der Evolutionsbiologie, also mit Populationsgeschichte, Programm, Einmaligkeit und Angepaßtsein. Zwar sind die wesentlichen Umrisse der neuen Philosophie der Biologie erkennbar, doch ist sie gegenwärtig eher ein Manifest von etwas, das erreicht werden muß, als die Darstellung eines ausgereiften Begriffssystems. Am entschiedensten ist sie in ihrer Kritik am logischen Positivismus, Essentialismus, Physizismus und Reduktionismus; in ihren Hauptthesen ist sie jedoch noch zögernd und unfertig. Zwischen den Autoren, die sich in den letzten Jahren mit dem Gegenstand beschäftigt haben, wie Simpson, Rensch, Mainx, die Mitarbeiter an dem Band von Ayala und Dobzhansky (1974), und den Autoren von biologiephilosophischen Werken (Beckner, Campbell, Hull, Munson) bestehen immer noch weite Unterschiede nicht nur in der Betonung, sondern auch in einigen Grundsätzen (zum Beispiel Annahme oder Ablehnung der Emergenztheorie). Allerdings zeigt sich eine ermutigende Entwicklung. Alle Wissenschaftler, die sich nicht nur oberflächlich, sondern kritisch mit dieser Frage auseinandergesetzt haben, lehnen die extremen Ansichten der Vergangenheit ab: Keiner akzeptiert mehr den Vitalismus, gleichgültig in welcher Form; keiner vertritt irgendeine Art atomistischen oder erklärenden Reduktionismus. Die Grenzen einer neuen Philosophie der Biologie sind klar abgesteckt; also besteht berechtigte Hoffnung, in nicht allzu ferner Zukunft zu einer echten Synthese zu gelangen.

Wissenschaftsphilosophen haben, wenn sie sich mit dem Thema Biologie befaßten, beträchtliche Zeit und Aufmerksamkeit auf die Problematik von Geist, Bewußtsein und Leben verwendet. Meiner Ansicht nach haben sie sich damit unnötige Schwierigkeiten geschaffen. Was Bewußtsein ist, kann man nicht definieren. Verschiedene Anzeichen deuten darauf hin, daß selbst niedrige Wirbellose Bewußtsein besitzen, vielleicht sogar die Protozoen bei ihren Ausweichreaktionen. Ob man diese Frage bis hinunter zu den Prokaryonten (zum Beispiel magnetischen Bakterien) weiterverfolgen will, ist eine Frage des Geschmacks. Jedenfalls läßt sich der Begriff Bewußtsein nicht annähernd definieren. Eine ausführliche Behandlung ist daher nicht möglich.

Die Worte „Leben“ und „Geist“ sind bloße Substantivierungen von Tätigkeiten und besitzen keine getrennte Existenz als Entitäten. „Geist“ bezieht sich nicht auf einen Gegenstand, sondern auf geistige Tätigkeit; da geistige Aktivitäten in einem Großteil des Tierreichs vorkommen (je nachdem, wie wir „geistig“ definieren), kann man sagen, daß

Geist überall dort vorkommt, wo man Organismen findet, in denen sich nachweislich geistige Vorgänge abspielen. Ebenso bedeutet Leben Substantivierung von Lebensvorgängen. Man kann Kriterien dafür aufstellen und übernehmen, was es bedeutet „zu leben“, aber so etwas wie ein unabhängiges „Leben“ in einem lebenden Organismus gibt es nicht. Die Gefahr ist zu groß, daß einem solchen „Leben“ eine getrennte Existenz zugeschrieben wird analog zur Existenz einer Seele (Blandino, 1969). Wenn man Substantive vermeidet, die nichts anderes sind als Vergegenständlichungen von Prozessen, so erleichtert man damit weitgehend die Analyse von Erscheinungen, die für die Biologie charakteristisch sind.

Eine autonome Philosophie der Biologie hat sich in einem langen, langwierigen und schmerzlichen Prozeß allmählich herausgebildet. Frühe Versuche waren zum Scheitern verurteilt; es fehlten die Kenntnisse der biologischen Fakten, und ungeeignete und irrige Begriffe beherrschten das Bild. Das läßt sich gut an Kants Philosophie der Biologie erläutern. Kant erkannte nicht, daß der Gegenstand der Biologie erst von den Biologen selbst (von der Naturwissenschaft!) durchdacht werden mußte. Ein Beispiel: es war die Aufgabe der Systematiker, das Linnaeische System kausal zu erklären (was Darwin mit seiner Theorie der gemeinsamen Abstammung getan hat); oder es war die Aufgabe der Evolutionsbiologen, das Entstehen der Anpassung ohne Rückgriff auf übernatürliche Kräfte zu erklären (was Darwin und Wallace mit ihrer Theorie der natürlichen Auslese getan haben). Erst als diese Erklärungen zur Verfügung standen, hätten die Philosophen sich dem Unternehmen wieder anschließen können. Das taten sie auch, aber leider – im allgemeinen – in der Form, daß sie Darwin bekämpften und für biologisch zweifelhafte Theorien eintraten. Das hat bis in die moderne Zeit hinein gedauert.

Ich glaube, es ist gerecht, wenn ich sage, daß Biologen wie Rensch, Waddington, Simpson, Bertalanffy, Medawar, Ayala, Mayr und Ghiselin einen weitaus größeren Beitrag zu einer Philosophie der Biologie geleistet haben als die gesamte ältere Generation von Philosophen einschließlich Cassirer, Popper, Russell, Bloch, Bunge, Hempel und Nagel. Erst die jüngste Philosophengeneration (Beckner, Hull, Munson, Wimsatt, Beatty, Brandon) war endlich imstande, sich von den veralteten biologischen Theorien des Vitalismus, der Orthogenese, Makrogenese und des Dualismus sowie von den positivistisch-reduktionistischen Theorien der älteren Philosophen zu befreien [10]. Man braucht nur zu lesen, was ein sonst so glänzender Philosoph wie Ernst Cassirer über Kants *Kritik der Urteilskraft* schreibt, um zu erkennen, wie schwierig es für einen traditionellen Philosophen ist, die Probleme der Biologie zu begreifen. Zu seiner Entschuldigung muß gesagt werden, daß die Biologen nicht ganz schuldlos daran waren, haben sie es doch versäumt, eine klare Analyse der begrifflichen Probleme der Biologie vorzulegen. Sie haben den Wald vor lauter Bäumen nicht gesehen.

Welche Prinzipien oder Begriffe wären eine gute Grundlage, auf der man eine Philosophie der Biologie aufbauen könnte? Ich möchte noch nicht einmal den Versuch machen, diese Frage erschöpfend zu beantworten; aus der vorangegangenen Erörterung sollte klar sein,

1. daß ein volles Verständnis der Organismen nicht allein aufgrund der Theorien der Physik und Chemie gewonnen werden kann;
2. daß die gesamte geschichtliche Natur der Lebewesen berücksichtigt werden muß, insbesondere ihr im Laufe der Geschichte erworbenes genetisches Programm;
3. daß die Individuen auf den meisten Hierarchieebenen, von der Zelle aufwärts, einzig-

artig sind und Populationen bilden, deren wichtigstes Merkmal unter anderen ihre Mannigfaltigkeit ist;

4. daß es zwei Biologien gibt, die funktionale Biologie, die unmittelbare Fragen stellt, und die Evolutionsbiologie, die mittelbare Fragen stellt;
5. daß ein großer Teil der Geschichte der Biologie die Einführung von Begriffen, deren Reifung, deren Wandel und, gelegentlich, deren Ablehnung ist;
6. daß die strukturierte Komplexität lebender Systeme hierarchisch geordnet ist und höhere Ebenen in der Hierarchie charakterisiert sind durch die Emergenz von Neuem;
7. daß Beobachtung und Vergleich als Methoden der biologischen Forschung durchaus ebenso wissenschaftlich und heuristisch sind wie das Experiment;
8. daß ein Insistieren auf der Autonomie der Biologie nicht bedeutet, man akzeptiere Vitalismus, Orthogenese oder irgendwelche anderen Theorien, die sich im Widerspruch zu den Gesetzen der Chemie und Physik befinden.

Eine Philosophie der Biologie muß eine Betrachtung aller wichtigen spezifisch biologischen Begriffe einschließen, nicht nur die der Molekularbiologie, Physiologie und Entwicklungsbiologie, sondern auch jene der Evolutionsbiologie (etwa natürliche Auslese, einschließlich Fitness, Anpassung, Fortschritt, Abstammung), der Systematik (Arten, Kategorie, Klassifikation), Verhaltensforschung und Ökologie (Konkurrenz, Nutzung von Ressourcen, Ökosystem).

Ich könnte einige Verbotsschilder aufstellen, um zu zeigen, was eine Philosophie der Biologie nicht tun oder sein soll. Sie sollte keine Zeit mit einem fruchtlosen Versuch der Theorie-Reduktion verschwenden. Sie sollte nicht von einer bestehenden Philosophie der Physik ausgehen. (Es ist deprimierend, wenn man sieht, wie wenig einige angesehene Werke auf diesem Gebiet mit der tatsächlichen Praxis der wissenschaftlichen Forschung zu tun haben, zumindest in der Biologie.) Sie sollte nicht unnötig große Aufmerksamkeit auf Gesetze richten; denn diese spielen tatsächlich in einem großen Teil der biologischen Theorie nur eine geringe Rolle. Mit anderen Worten: was wir brauchen, ist eine ungebundene, unabhängige Philosophie der Biologie, die sich vom Vitalismus und anderen unwissenschaftlichen Ideologien ebenso fernhält wie von einem physikalischen Reduktionismus, der den spezifisch biologischen Erscheinungen und Systemen nicht gerecht wird.

Die Biologie und das Denken des Menschen

C. P. Snow hat in einem berühmten Essay (1959) behauptet, zwischen der Kultur der Naturwissenschaft und der der Geisteswissenschaften bestünde eine nicht zu überbrückende Kluft. In bezug auf die Kommunikationskluft zwischen Physikern und Geisteswissenschaftlern hat er zweifellos recht; doch eine fast genauso große Kluft besteht zwischen, sagen wir einmal, Physikern und Naturbeobachtern. Auch zwischen den Vertretern der funktionalen Biologie und denen der Evolutionsbiologie gibt es einen recht ausgeprägten Mangel an Kommunikation. Die funktionale Biologie hat wie die Physik und die ihr verwandten Naturwissenschaften ein Interesse an Gesetzen, Vorhersage, allen Aspekten der Quantität und Quantifizierung und den funktionalen Aspekten von Vorgängen, wohingegen die Evolutionsbiologie besonders interessiert ist an Fragen wie Qualität, Geschichtlichkeit, Information und Selektionswert, Fragen, die auch in der Verhaltensforschung und in den Sozialwissenschaften, nicht aber in der Physik, von Be-

deutung sind. Es ist daher keineswegs unvernünftig, die Evolutionsbiologie als so etwas wie eine Brücke zwischen den physikalisch orientierten Wissenschaften einerseits und den Sozial- und Geisteswissenschaften andererseits anzusehen.

In einem Vergleich zwischen Geschichte und Naturwissenschaft schreibt Carr (1961, S. 62), man gehe allgemein davon aus, daß sich Geschichte von allen Naturwissenschaften in fünf Aspekten unterscheide: (1) die Geschichte beschäftigt sich ausschließlich mit dem Einmaligen, die Naturwissenschaft mit dem Allgemeinen; (2) die Geschichte erteilt keine Lektionen; (3) die Geschichte ist nicht in der Lage, Vorhersagen zu machen; (4) die Geschichte ist zwangsläufig subjektiv, und (5) die Geschichte hat (anders als die Naturwissenschaft) auch mit Fragen der Religion und Moral zu tun. Diese Unterschiede gelten nur für die Physik. Die Feststellungen 1, 3, 4 und 5 treffen weitgehend auch auf die Evolutionsbiologie zu, und eigentlich gelten, wie Carr selbst zugibt, einige dieser Behauptungen (Punkt 2 z. B.) gar nicht einmal richtig für die Geschichte. Mit anderen Worten: der scharfe Bruch zwischen der Naturwissenschaft und den Nicht-Naturwissenschaften existiert gar nicht.

Welcher Art die Auswirkungen sind, die die Naturwissenschaft auf den Menschen und sein Denken gehabt hat, war und ist umstritten. Daß Kopernikus, Darwin und Freud das Denken des Menschen tiefgreifend verändert haben, läßt sich kaum bestreiten. Der prägende Einfluß der Physik und verwandten Naturwissenschaften während der letzten Jahrhunderte hat sich in erster Linie auf dem Weg über die Technologie bemerkbar gemacht. Kuhn (1971) zufolge muß ein Wissenschaftler, damit er wirklichen Einfluß auf das Denken der Menschen ausübt, vom Nichtfachmann gelesen werden. So hervorragend manche theoretischen Physiker (einschließlich Einstein und Bohr) auch waren, „keiner von ihnen hat, soweit ich das beurteilen kann, mehr als einen höchst dürftigen und indirekten Einfluß auf die Entwicklung des Denkens außerhalb der Wissenschaft ausgeübt.“ Ob Kuhn nun recht hat oder nicht, eins kann man mit Sicherheit behaupten, daß nämlich einige Wissenschaftler mehr Einfluß auf das Denken des intelligenten Laien gehabt haben als andere. Wahrscheinlich hängt das davon ab, in welchem Maße der Forschungsgegenstand des Wissenschaftlers für den Laien von unmittelbarem Interesse ist. Daher beeinflussen Biologie, Psychologie, Anthropologie und damit verwandte Wissenschaften natürlich das Denken der Menschen viel stärker als Physik und verwandte Wissenschaften.

Vor dem Entstehen der Naturwissenschaften waren es die Philosophen, die sozusagen die Last der Aufgabe trugen, das Verständnis über diese unsere Welt zu verbessern. Seit dem 19. Jahrhundert hat sich die Philosophie mehr und mehr auf das Studium der Logik und der wissenschaftlichen Methodik zurückgezogen und weite Bereiche, denen früher ihr Hauptinteresse zu gelten pflegte, größtenteils aufgegeben, wie etwa Metaphysik, Ontologie und Epistemologie. Die bedauerliche Folge: Ein großer Teil dieses Bereichs ist praktisch zum Niemandsland geworden, da sich die Mehrheit der Wissenschaftler völlig damit zufriedengibt, in ihren speziellen Fachgebieten Studien zu betreiben, und sich nicht im geringsten dafür interessiert, wie die aus diesen Studien ableitbaren allgemeinen Schlußfolgerungen die Grundfragen der menschlichen Existenz und der allgemeinen Erkenntnislehre beeinflussen mögen. Für die Philosophen, andererseits, ist es schwer, wenn nicht sogar unmöglich, mit den raschen Fortschritten der Wissenschaft Schritt zu halten, und das führt dazu, daß sie sich trivialen oder esoterischen Fragen zuwenden. Gelegenheiten für ein gemeinsames Vorgehen von Philosophen und Wissenschaftlern, so gewinnbringend dies auch sein würde, bieten sich leider nur allzu selten.

Biologie und menschliche Wertmaßstäbe

Gelegentlich hört man, die Wissenschaft habe – im Gegensatz zu religiösen Auslegungen – den großen Vorteil, unpersönlich, unvoreingenommen, nicht emotional und somit völlig objektiv zu sein. Dies mag zwar sehr wohl für die Mehrheit der Erklärungen in der Physik gelten, aber auf einen Gutteil der Auslegungen in der Biologie trifft es ganz und gar nicht zu. Die Ergebnisse und Theorien der Biologen befinden sich ziemlich oft im Widerspruch zu den herkömmlichen Werten unserer Gesellschaft. Ein Beispiel: Darwins Lehrer Adam Sedgwick lehnte die Theorie der natürlichen Auslese heftig ab, da sie die Ablehnung des Gottesbeweises aus der Zweckmäßigkeit bedeutete und somit eine materialistische Erklärung der Welt erlauben würde, d.h. in seinen Augen eine Ausschaltung Gottes aus der Auslegung der Ordnung und Anpassung in der Welt. Die biologische Theorie ist in der Tat häufig sehr wertbeladen. Als Beispiel könnten wir Darwins Theorie von der gemeinsamen Abstammung anführen, die dem Menschen seine einzigartige Stellung im Universum nahm. Geeignete Beispiele aus der jüngeren Zeit sind Diskussionen darüber, ob und in welchem Ausmaß der Intelligenzquotient genetisch bestimmt ist (insbesondere wenn man diese Frage mit der Rassenfrage verknüpft), und die Diskussion über die Soziobiologie. In all diesen Fällen entstand ein Konflikt zwischen bestimmten naturwissenschaftlichen Ergebnissen oder Interpretationen und bestimmten traditionellen Wertsystemen. So objektiv die naturwissenschaftliche Forschung auch sein mag, ihre Resultate führen oft zu Schlußfolgerungen, die alles andere als wertfrei sind.

Literaturkritiker sind schon seit langem des Einflusses gewahr, den die Schriften einiger Wissenschaftler auf die Romanciers und Essayisten und über diese auf das breite Publikum gehabt haben. Die Berichte, wie glücklich und unschuldig der primitive Eingeborene exotischer Länder sei, die die Entdecker des 18. Jahrhunderts mit nach Hause brachten, hatten – so falsch sie auch waren – großen Einfluß auf die Schriftsteller und letzten Endes sogar auf die politischen Ideologien des 18. und 19. Jahrhunderts.

Es war eine Tragödie für die Biologie wie auch für die Menschheit, daß der gegenwärtig maßgebende Rahmen unserer gesellschaftlichen und politischen Ideale sich zu einer Zeit entwickelte und durchsetzte, als das Denken des abendländischen Menschen weitgehend von den Ideen der naturwissenschaftlichen Revolution beherrscht war, d.h. von einer Reihe von Ideen, die sich auf die Grundsätze der Physik und verwandten Naturwissenschaften gründeten. Hierzu gehörte das essentialistische Denken und ergänzend dazu ein Glaube an die essentielle Identität der Mitglieder einer Klasse. Zwar war die ideologische Revolution des 18. Jahrhunderts in hohem Maße eine Rebellion gegen den Feudalismus und die Klassenprivilegien, doch läßt sich nicht leugnen, daß die Ideale der Demokratie zum Teil von den anerkannten Prinzipien des Physikalismus abgeleitet waren. Folglich kann man die Demokratie so interpretieren, als behaupte sie nicht nur Gleichheit vor dem Gesetz, sondern auch die essentialistische Identität in jeder Beziehung. Ausgedrückt wird dies in der Behauptung, daß „alle Menschen gleich *geschaffen* seien“, was etwas gänzlich anderes ist als die Feststellung „Alle Menschen haben gleiche Rechte und sind vor dem Gesetz gleich“. Jeder, der von der genetischen Einzigartigkeit des Individuums überzeugt ist, glaubt damit zugleich auch an die Schlußfolgerung, daß „es keine zwei Individuen gibt, die gleich *geschaffen* sind“.

Als sich die Evolutionsbiologie im 19. Jahrhundert entwickelte, bewies sie die Nichtanwendbarkeit dieser physikalischen Prinzipien auf einzigartige biologische In-

dividuen, heterogene Populationen und evolutionäre Systeme. Trotzdem hat die ideologische Verschmelzung von Physikalismus und Antifeudalismus, die man gewöhnlich als Demokratie bezeichnet (tatsächlich gibt es nicht zwei Personen, die unter Demokratie ganz genau das gleiche verstehen), in der westlichen Welt in solchem Maße die Überhand gewonnen, daß sogar die leiseste, zwischen den Zeilen (z. B. zwischen diesen) anklingende Kritik gewöhnlich mit absoluter Intoleranz zurückgewiesen wird. Demokratische Ideologie und Evolutionsdenken haben gemeinsam, daß sie dem Individuum einen hohen Stellenwert einräumen, ansonsten aber unterscheiden sie sich in vielen Aspekten unseres Wertsystems voneinander. Die jüngste Kontroverse über die Soziobiologie ist ein trauriges Beispiel der Intoleranz, die ein Teil unserer Gesellschaft an den Tag legt, wenn Aussagen eines Wissenschaftlers mit politischen Doktrinen in Konflikt geraten. Orwell (1972) hat dies sehr schön beschrieben: „Zu jedem gegebenen Zeitpunkt gibt es ein orthodoxes Denken, eine Reihe von Ideen, von denen man annimmt, sie würden von allen rechtdenkenden Menschen fraglos akzeptiert. Es ist nicht geradezu verboten, dies oder jenes oder etwas anderes zu sagen, aber man ‚tut es‘ sozusagen ‚einfach nicht‘ ... Jeder, der Zweifel an der geltenden orthodoxen Denkweise laut werden läßt, findet sich mit überraschender Effizienz zum Schweigen verurteilt. Einer wirklich ketzerischen Meinung gibt man fast niemals eine gerechte Chance, gehört zu werden, weder in der gewöhnlichen Presse noch in den schöngeistigen oder intellektuellen Zeitschriften.“ Die Wissenschaftler, so fürchte ich, sind an einer derartigen Intoleranz nicht ganz schuldlos.

Alle Sozialreformer, von Helvetius, Rousseau und Robert Owen bis hin zu bestimmten Marxisten (Karl Marx selbst jedoch nicht) haben sich Lockes Behauptung zu eigen gemacht, der Mensch sei bei seiner Geburt eine *tabula rasa*, auf der sich alle beliebigen Merkmale einprägen ließen. Da alle Individuen potentiell identisch seien, könne man durch richtige Umgebung und Erziehung aus jedem Individuum alles machen. Dies veranlaßte Robert Owen (1813) zu der Behauptung, „die Kinder jeder beliebigen Klasse in der Welt könnten durch wohlüberlegte Erziehung zu Erwachsenen jeder anderen Klasse gemacht werden.“ Da die Klassen sozioökonomisch definiert waren (zumindest stillschweigend), besaß Owens Ausspruch erhebliche Gültigkeit. Dehnt man ihn aber auf Individuen aus und formuliert ihn ein wenig extremer, wie das der Behaviorist John B. Watson im Jahre 1924 getan hat, so wird diese Behauptung sehr zweifelhaft. Kein Wunder, daß die Vertreter derart optimistischer Ansichten die Behauptungen derer ablehnten, die die Genetik der menschlichen Eigenschaften anhand von Zwillings- und Adoptionsstudien erforschten.

Der Beweis durch Systematik, Anthropologie, Genetik und Verhaltensbiologie, daß es in keiner Art (einschließlich der menschlichen) zwei völlig identische Individuen gibt und gegeben hat, hat tiefgreifende Beunruhigung unter all denen gestiftet, die ernsthaft von dem Prinzip der menschlichen Gleichheit überzeugt sind. Wie Haldane und Dobzhansky gezeigt haben, kann man das Dilemma umgehen, wenn man Gleichheit entsprechend den modernen biologischen Erkenntnissen definiert. Alle Individuen sollten vor dem Gesetz gleich sein und ein Recht auf gleiche Chancen haben. In Anbetracht ihrer biologischen Ungleichheit benötigen sie jedoch unterschiedliche Umwelten (zum Beispiel verschiedene Ausbildungsmöglichkeiten), um wirklich *gleiche* Chancen zu haben. Paradoxerweise ist ein Identizismus, der die biologische Nicht-Identität ignoriert, der schlimmste Feind der Demokratie, wenn es darum geht, die Ideale der Chancengleichheit in der Praxis zu verwirklichen.

Die Biologie trägt eine schwere Verantwortung. Man kann kaum leugnen, daß sie dazu beigetragen hat, die herkömmlichen Überzeugungen und Wertmaßstäbe zu unterminieren. Viele der optimistischsten Ideen der Aufklärung, darunter die Gleichheit und die Möglichkeit einer perfekten Gesellschaft, waren letztlich (obwohl stark unterbewußt) Bestandteil der Physiko-Theologie. Gott war es, der diese nahezu perfekte Welt gemacht hatte. Der Glaube an eine solche Welt mußte zwangsläufig zusammenbrechen, als der Glaube an Gott als Konstrukteur der Welt untergraben wurde. Daher Sedgwicks berechnete Angst. Der Verlust des Glaubens an Gott hatte ein existentielles Vakuum und eine antworthaltende Frage nach dem Sinn des Lebens zur Folge. Führende Denker seit der Aufklärung waren der festen Ansicht, die Biologie solle nicht nur die herkömmlichen Werte zerstören, sondern auch neue Wertsysteme schaffen. Praktisch alle Biologen sind religiös in der tieferen Bedeutung dieses Wortes, auch wenn es eine Religion ohne Offenbarung sein mag, wie Julian Huxley es nannte. Das Unbekannte und vielleicht jenseits der möglichen menschlichen Erkenntnis Liegende flößt uns ein Gefühl der Demut und Ehrfurcht ein; die Mehrheit derer jedoch, die den Glauben an Gott durch den Glauben an den Menschen zu ersetzen suchten, schlugen den falschen Weg ein. Sie definierten den Menschen als das Ich, das persönliche Ego, und propagierten eine Ideologie des Eigeninteresses und des Egoismus, die den Menschen nicht nur nicht glücklich macht, sondern darüber hinaus auf lange Sicht total zerstörerisch ist.

Natürlich wäre es ebenso einfältig und gefährlich, den Menschen einfach als eine biologische Kreatur zu behandeln, d. h. so zu tun, als wäre er nichts als ein Tier. Dank seiner vielen einzigartigen Merkmale besitzt der Mensch die Fähigkeit, Kultur zu entwickeln und erworbene Informationen ebenso wie Wertsysteme und ethische Normen an nachfolgende Generationen weiterzugeben. Man würde daher eine sehr einseitige und in der Tat irreführende Vorstellung vom Menschen bekommen, wollte man ihn ganz und gar auf der Grundlage des Studiums tierischer Kreaturen beurteilen. Und dennoch hat uns das Studium der Tiere zu einigen der entscheidendsten Einsichten in die Natur des Menschen verholfen, selbst dort, wo diese Untersuchungen nichts anderes ergeben haben als die Erkenntnis, wie sehr sich der Mensch in einigen Merkmalen von seinen nächsten Verwandten, den Menschenaffen, unterscheidet.

Wenn man den Menschen weder als das persönliche Ich noch als eine bloße biologische Kreatur definiert, sondern als Menschheit, so wird eine ganz andere Ethik und Ideologie möglich. Eine solche Ideologie wäre völlig mit dem traditionellen gesellschaftlichen Wert vereinbar, der darin besteht, die „Menschheit bessern“ zu wollen, und stimmte doch gleichzeitig mit jeder neuen Erkenntnis der Biologie überein. Wählt man diese Methode, so gibt es keinen Widerspruch zwischen der Naturwissenschaft und den höchsten menschlichen Werten (Campbell, 1974, S. 183–185; Rensch, 1971).

Auf den ersten Blick mag es so aussehen, als stünde ein solcher Ansatz im Widerspruch zu dem Prinzip der Verwandtschaftumfassenden Fitness („inclusive fitness“). Das ist jedoch nicht zwangsläufig der Fall, und zwar aus zwei Gründen. Erstens kann es in der anonymen Massengesellschaft der modernen Menschheit sehr wohl zur eigenen umfassenden Fitness beitragen, wenn man für die Verbesserung der Gesellschaft als Ganzes arbeitet. Zweitens ist der Mensch insofern eine einzigartige Spezies, als zu seinem biologischen Erbe eine große Menge an kulturellem „Erbe“ hinzukommt und das Wesen dieses kulturellen Erbes die Darwinsche Fitness wirkungsvoll beeinflussen kann. Die Forscher, die sich mit den Auswirkungen des Darwinismus auf die menschliche

Evolution befassen, haben diese Wechselwirkung bisher nicht in ausreichendem Maße in Erwägung gezogen. Meiner persönlichen Überzeugung nach ist der scheinbare Konflikt zwischen umfassender Fitness, kulturellem Erbe und einer gesunden Ethik sehr wohl lösbar.

3 Das wechselnde geistige Milieu der Biologie

Eine Ideengeschichte kann geschrieben werden, indem die Wissenschaft eines gegebenen historischen Zeitalters in ihre wichtigsten Probleme unterteilt und der Entwicklung einer jeder dieser Fragen im Zeitablauf nachgespürt wird. Eine solche streng nach thematischen Schwerpunkten ausgerichtete Behandlung hat ihre Vorteile, sie reißt aber jedes Problem sowohl aus seinem Zusammenhang mit anderen zeitgenössischen Fragestellungen in der Wissenschaft, als auch aus dem gesamten kulturellen und intellektuellen Milieu der Zeit. Um diesen schwerwiegenden Nachteil auszugleichen, möchte ich in diesem Kapitel eine knappe Geschichte der Biologie als Ganzes darstellen und sie zu dem geistigen Klima ihrer Zeit in Beziehung zu setzen versuchen. Die in den späteren Kapiteln folgende speziellere Behandlung einzelner biologischer Probleme, sollte vor dem Hintergrund dieses Überblicks über die gesamte Biologie gelesen werden. In diesem einführendem Kapitel werden auch einige Zusammenhänge mit Bereichen der funktionalen Biologie (Anatomie, Physiologie, Embryologie, Verhaltenslehre) hergestellt, die in diesem Band sonst nicht mehr zur Sprache kommen [1].

Jedes Zeitalter hat seine eigene „geistige Grundhaltung“ oder seinen philosophischen Rahmen, der zwar alles andere als einheitlich ist, dennoch aber fast alles Denken und Handeln irgendwie beeinflusst. Die Kultur Athens im 5. und 4. Jahrhundert v. Chr., das Jenseitsgerichtetsein eines großen Teils des Mittelalters oder die wissenschaftliche Revolution des 17. Jahrhunderts sind Beispiele auffallend unterschiedlicher geistiger Umwelten. Es wäre jedoch ein Irrtum anzunehmen, jede Ära sei jeweils nur von einem einzigen Zeitgeist beherrscht, d. h. von einem einzigen erklärenden Rahmen oder einer einzigen Ideologie, die dann schließlich durch einen neuen und häufig völlig anderen Vorstellungsrahmen ersetzt wird. Im 18. Jahrhundert z. B. unterschied sich der geistige Rahmen von Linnaeus in nahezu jeder Hinsicht von dem seines Zeitgenossen Buffon. Zwei gänzlich verschiedene Forschungstraditionen können nebeneinander existieren und ihre Anhänger jeweils in intellektueller Isolation arbeiten. Zum Beispiel bestand der von einem essentialistischen Fundament ausgehende Positivismus der Physiker in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts Seite an Seite mit dem Darwinismus der Naturforscher, der auf dem Populationsdenken aufbaute und Fragen nach Anpassungen stellte, die für einen positivistischen Physiker ohne jede Bedeutung waren [2].

Vorzeit und Antike

Alle primitiven Menschen sind eifrige Naturbeobachter, nicht weiter überraschend, denn ihr Überleben hängt von ihrer Kenntnis der Natur ab. Sie müssen potentielle Feinde und Nahrungsquellen kennen; sie nehmen regen Anteil an Leben und Tod, Krankheit und Geburt, und stellen Fragen nach der „Seele“ und den Unterschieden zwischen dem Menschen und den anderen Lebewesen. Nahezu universell ist unter den primitiven Völkern der Erde der Glaube verbreitet, die ganze Natur sei „lebendig“, sogar Felsen, Berge und der Himmel seien von Geistern, Seelen oder Göttern bewohnt. Die Kräfte der Götter seien ein Teil der Natur, und die Natur selbst sei aktiv und schöpferisch. Alle Religionen vor dem Judentum waren mehr oder weniger animistisch, und ihre Einstellung gegenüber dem Göttlichen unterschied sich ganz und gar vom Monotheismus der jüdischen Religion. Das Bild, das der Mensch der Frühzeit von der Welt hatte, war eine unmittelbare Folge seiner animistischen Überzeugungen (Sarton, Thorndike).

Es liegen Gründe für die Annahme vor, daß die Wissenschaft der frühen Zivilisationen sich beträchtlich über diesen primitiven Zustand hinaus entwickelt hatte, doch mit Ausnahme einiger überlieferter medizinischer Kenntnisse wissen wir nahezu nichts über die biologischen Kenntnisse der Sumerer, Babylonier, Ägypter und anderer Zivilisationen vor den Griechen. Nichts weist darauf hin, daß man für die Fakten, die man angesammelt hatte – welcher Art auch immer sie gewesen sein mögen – irgendwelche erklärenden Schemata aufzustellen versucht hat.

Die griechischen Dichter Homer und Hesiod hinterließen uns in ihren Epen eine lebendige Beschreibung des Polytheismus der frühen Griechen, der in krassem Gegensatz zu dem Monotheismus des Judentums, Christentums und Islams steht. Es scheint, als habe dieser Polytheismus die Entstehung der Philosophie und der frühen Wissenschaft ermöglicht. Für die Griechen gab es keinen mächtigen einzigen Gott mit einem „offenbaren“ Buch, das das Nachdenken über natürliche Ursachen zu einem Sakrileg machte. Ebenso wenig gab es eine mächtige Priesterschaft, wie in Babylon, Ägypten und Israel, die das Monopol für alles Nachdenken über das Natürliche und Übernatürliche für sich in Anspruch nahm. Nichts also hinderte die verschiedenen Denker in Griechenland daran, zu verschiedenen Ergebnissen zu gelangen.

In der Biologie der Griechen können wir drei große Traditionen unterscheiden. Die erste ist die naturgeschichtliche Tradition. Sie beruht auf der Kenntnis der am Ort vorgefundenen Pflanzen- und Tierwelt und reicht bis zu unseren vormenschlichen Vorfahren zurück. Diese Kenntnisse wurden von Generation zu Generation mündlich weitergegeben, und es ist ziemlich sicher, daß das wenige, was wir aus Aristoteles' *Historia animalium* und den pflanzenkundlichen Schriften des Theophrastos über sie wissen, nur ein flüchtiger Blick auf einen weit größeren Wissensbestand ist. Die Kenntnis wildlebender Tiere erfuhr in vielen Kulturen eine wertvolle Ergänzung durch die Erfahrungen mit Haustieren. Individuelles Verhalten, Geburt, Wachstum, Ernährung, Krankheit, Tod und viele andere Erscheinungen von biologischer Bedeutung lassen sich weitaus leichter an Haustieren als an wildlebenden Tieren beobachten. Da die meisten dieser Lebensäußerungen bei Tieren dieselben sind wie beim Menschen, ermutigten sie zu vergleichenden Untersuchungen. Als die Zeit dafür reif war, leistete dies einen bedeutenden Beitrag zur Entwicklung der Forschung in Anatomie und Medizin.

Die zweite Tradition der Griechen ist die der Philosophie. Sie begann mit den ionischen Philosophen Thales, Anaximander, Anaximenes und ihren Schülern, die eine

gänzlich neue Methode begründeten[3]. Sie verstanden die Naturerscheinungen als durch natürliche Ursachen und natürliche Ursprünge bedingt, statt sie mit Geistern, Göttern oder anderen übernatürlichen Urhebern in Verbindung zu bringen. Bei ihrer Suche nach einem einigenden Konzept, das als Erklärung für die vielen verschiedenen Phänomene herangezogen werden könne, postulierten sie häufig eine letzte Ursache oder ein letztes Element, aus dem alles andere entspringe, wie etwa Wasser, Luft, Erde oder ungeformte Materie.

Allem Anschein nach besaßen diese ionischen Philosophen eine beträchtliche Kenntnis der Errungenschaften der babylonischen und anderer nahöstlicher Kulturen und übernahmen einige ihrer Erklärungen, in erster Linie solche, die mit der unbelebten Natur zu tun hatten. Die Spekulationen der Ionier über den Ursprung der Lebewesen hatten keinen bleibenden Einfluß. Von etwas größerer Bedeutung waren ihre Überlegungen über die menschliche Physiologie. Die wirkliche Bedeutung der ionischen Schule liegt darin, daß sie den Beginn der Wissenschaft markiert; das heißt, die Ionier suchten nach natürlichen Ursachen für die Erscheinungen der Natur.

Später, im 6. und 5. Jahrhundert v. Chr., verlagerte sich das Zentrum des philosophischen Denkens in die griechischen Kolonien in Sizilien und Süditalien. Die Schlüsselfiguren dort waren Pythagoras, Xenophanes, Parmenides und Empedokles. Pythagoras mit seiner Betonung von Zahlen und Mengen begründete eine einflußreiche Tradition, die nicht nur die exakten Wissenschaften, sondern auch die Biologie beeinflusste. Empedokles scheint mehr als irgendeiner seiner Vorgänger über biologische Fragen nachgedacht zu haben, aber wenig von seinen Lehren ist erhalten geblieben. Er ist heute vor allem als derjenige bekannt, der die Existenz von vier Grundstoffen postulierte: Feuer, Luft, Wasser und Erde. Die gesamte materielle Welt war seiner Ansicht nach aus unterschiedlichen Kombinationen dieser vier Elemente zusammengesetzt, was entweder zu größerer Homogenität oder andernfalls zu größerer Mischung führte. Die Überzeugung von der Existenz dieser vier Elemente hat sich mehr als 2000 Jahre gehalten. Die Frage Heterogenität oder Homogenität lebt in den Schriften des im 19. Jahrhundert lehrenden Zoologen K. E. von Baer und in denen des Philosophen Herbert Spencer wieder auf.

Die darauffolgenden Jahrzehnte sahen die Festigung zweier großer philosophischer Traditionen, der Lehre Heraklits, die den Wandel betonte („Man kann nicht zweimal in denselben Fluß steigen“), und der Demokrits, des Begründers der Atomlehre, der im Gegensatz zu Heraklit die unveränderliche Konstanz der Atome, der kleinsten Bausteine aller Dinge, hervorhob. Obgleich wenig überliefert ist, scheint Demokrit eine Menge über biologische Probleme geschrieben zu haben, und man nimmt an, daß Aristoteles einige seiner Ideen von Demokrit übernommen hat. Allem Anschein nach war er der erste, der ein Problem aufwarf, das seitdem die Philosophie gespalten hat: Ist die Organisation von Phänomenen, insbesondere in der Welt des Lebendigen, das Resultat bloßen Zufalls oder ist sie aufgrund der Struktur der elementaren Bestandteile, der Atome, notwendig? Die Frage, ob Zufall oder Notwendigkeit, ist seither unter Philosophen Gegenstand von häufigen Kontroversen gewesen [4]. Sie lieferte Monod (1970) den Titel für sein vielgelesenes Buch. Mehr als 2200 Jahre nach Demokrit zeigte Darwin, daß Zufall und Notwendigkeit nicht die einzigen zwei Möglichkeiten sind, daß vielmehr der Zwei-Schritte-Prozeß der natürlichen Auslese Demokrits Dilemma aufhebt.

Diese frühen griechischen Philosophen erkannten, daß so vertraute physiologische Erscheinungen wie Fortbewegung (Lokomotion), Ernährung, Wahrnehmung und Fortpflanzung Erklärung erfordern. Den modernen Wissenschaftler berührt es seltsam, daß

sie meinten, sie könnten eine solche Erklärung lediglich durch konzentriertes Nachdenken über das jeweilige Problem finden. Zugegeben, zu der Zeit, in der sie lebten, war dies vielleicht der einzige vorstellbare Weg, diese Probleme anzugehen. Die Situation änderte sich langsam, vor allem, als sich die experimentelle Wissenschaft während des ausgehenden Mittelalters und in der Renaissance von der Bevormundung der Philosophie zu befreien begann.

Die noch fortlebende Tradition, durch bloßes Philosophieren wissenschaftliche Erklärungen zu erlangen, hatte im 18. und 19. Jahrhundert einen zunehmend schädlichen Einfluß auf die wissenschaftliche Forschung und veranlaßte Helmholtz zu bitterer Klage über die Arroganz der Philosophen, die die Ergebnisse seiner Experimente ablehnten, weil sie sich im Widerspruch zu ihren Deduktionen befanden. Die Einwände der essentialistischen Philosophen gegen den Darwinismus sind ein weiteres Beispiel für diese Haltung. Im Griechenland der Antike jedoch trug der deduktive philosophische Ansatz dazu bei, daß Fragen gestellt wurden, die niemand jemals zuvor gestellt hatte. Er führte zu einer immer präziseren Formulierung dieser Fragen und bereitete damit einer rein wissenschaftlichen Methode den Weg, die schließlich an die Stelle der philosophischen Behandlung trat.

Als dritte große Tradition bestand in der Antike, neben der Naturgeschichte und der philosophischen Tradition, die biomedizinische Tradition der Schule von Hippokrates (etwa 450–377 v. Chr.), die eine erhebliche Menge an Wissen und Theorie auf dem Gebiet der Anatomie und Physiologie hervorbrachte. Dieser gesamte Wissenskomplex, der von der alexandrinischen Schule (Herophilus und Erasistratos) und von Galen und seiner Schule weiterentwickelt wurde, bildete die Grundlage für das Wiederaufleben der Anatomie und Physiologie in der Renaissance, insbesondere in den italienischen Universitäten. Von der nacharistotelischen Zeit bis hin zum 18. Jahrhundert war das Studium der menschlichen Anatomie und Physiologie das Hauptanliegen der Biologie. Für die Wissenschaft als Ganzes, ja für das gesamte abendländische Denken, waren jedoch die Entwicklungen in der Philosophie weitaus wichtiger als irgendwelche konkrete Entdeckungen in Anatomie und Physiologie.

Zwei griechische Philosophen, Platon und Aristoteles, hatten einen größeren Einfluß auf die spätere Entwicklung der Wissenschaft als alle anderen. Platon (etwa 427–347 v. Chr.) hatte ein besonderes Interesse an der Geometrie, das sein Denken stark beeinflusste. Seine Beobachtung, daß ein Dreieck, unabhängig von der Kombination seiner Winkel, immer ein Dreieck und als solches in diskontinuierlicher Weise verschieden von einem Viereck oder jedem anderen Vieleck ist, wurde zur Grundlage seines Essentialismus [5], einer Philosophie, die für die Biologie gänzlich ungeeignet ist. Mehr als zweitausend Jahre waren nötig, bis es der Biologie unter dem Einfluß Darwins gelang, sich von dem lähmenden Zugriff des Essentialismus zu befreien. Platons Denken wurzelte in der Geometrie. Daher überrascht es nicht, daß er nur wenig Verwendung für naturgeschichtliche Beobachtungen hatte. In der Tat stellt er in seinem Werk *Timaeus* ausdrücklich fest, die Beobachtung mit den Sinnen schaffe wohl Vergnügen für die Augen, doch ließe sich damit kein echtes Wissen erwerben. Da er der Seele wie auch dem Architekten (Demiurg) des Kosmos besonderes Gewicht beimaß, konnten die Neo-Platoniker die Brücke zum christlichen Dogma schlagen und eine Philosophie entstehen lassen, die bis zum 17. Jahrhundert das Denken des abendländischen Menschen bestimmte. Ohne die Bedeutung Platons für die Geschichte der Philosophie in Frage zu stellen, muß ich doch in aller Deutlichkeit festhalten, daß er für die Biologie eine Katastrophe bedeutete. Seine

ungeeigneten Begriffe wirkten sich jahrhundertlang nachteilig auf die Biologie aus. Das Entstehen des modernen biologischen Denkens besteht zum Teil in der Emanzipation von der Platonischen Philosophie.

Anders liegen die Dinge, wenn wir uns dem zweiten der einflußreichsten griechischen Philosophen, Aristoteles, zuwenden.

Aristoteles

Niemand vor Darwin hat einen so großen Beitrag zu unserem Verständnis der lebenden Welt geleistet wie Aristoteles (384–322 v. Chr.) [6]. Sein biologisches Wissen war umfassend und nährte sich aus verschiedenen Quellen. In seiner Jugend wurde er von asklepiadischen Ärzten erzogen. Später verbrachte er drei Jahre auf der Insel Lesbos, wo er offenbar viel Zeit auf das Studium von Meeresorganismen verwandte. Fast jedes Teilgebiet der Geschichte der Biologie muß mit Aristoteles anfangen. Er unterschied als erster mehrere der Fachgebiete der Biologie und handelte sie in monographischer Form ab (*De partibus animalium*, *De generatione animalium* usw.). Er erkannte als erster den großen heuristischen Wert des Vergleichs und wird zu Recht als der Begründer der vergleichenden Methode gefeiert. Er war der Erste, der für eine Vielzahl von Tierarten detaillierte Lebensgeschichten schrieb. Er widmete ein ganzes Buch der Fortpflanzungsbiologie und den Lebensgeschichten (Egerton, 1975). Er zeigte ein starkes Interesse an dem Phänomen der organischen Vielfalt, wie ihn auch die Bedeutung der Unterschiede zwischen Tieren und Pflanzen fesselte. Zwar schlug er keine formale Klassifikation vor, doch teilte er die Tiere nach gewissen Kriterien ein; seine Anordnung der Invertebraten war der zweitausend Jahre später von Linnaeus aufgestellten Gruppierung überlegen. Vielleicht der am wenigsten bemerkenswerte Teil seines biologischen Werkes ist seine Physiologie; dort übernahm er weitgehend tradierte Ideen. Sehr viel mehr als seine Vorgänger war er ein Empiriker. Seine Überlegungen gehen immer auf eigene Beobachtungen zurück. An einer Stelle (*De generatione animalium*, 760b 28) stellt er ziemlich deutlich fest, die Information, die man von seinen Sinnen erhält, habe Vorrang gegenüber dem, was die Vernunft einem eingibt. In dieser Hinsicht besteht ein himmelweiter Unterschied zwischen ihm und den sogenannten Aristotelikern unter den Scholastikern, die alle Probleme nur durch Denken lösten.

Hervorragend und kennzeichnend für Aristoteles war, daß er nach Ursachen suchte. Er begnügte sich nicht damit, lediglich Wie-Fragen zu stellen, sondern war, da er auch Warum-Fragen stellte, in erstaunlicher Weise modern. Warum entwickelt sich ein Organismus von einem befruchteten Ei zur vollkommenen erwachsenen Form? Warum ist die Welt der lebenden Organismen so reich an endgerichteten Tätigkeiten und Verhaltensweisen? Er erkannte deutlich, daß der rohen Materie die Fähigkeit abging, die komplexe Form eines Organismus hervorzubringen. Noch etwas anderes mußte vorhanden sein, etwas, das er mit dem Wort *eidos* bezeichnete. Jedoch definierte er diesen Ausdruck völlig anders als Platon. Aristoteles' *eidos* ist ein teleonomes Prinzip, das in seinem Denken genau dasselbe leistete wie das genetische Programm des modernen Biologen. Im Gegensatz zu Platon, der eine äußere Kraft postulierte, um die Ordnung der Natur und insbesondere ihre Tendenz zu Komplexität und ihr Zielgerichtetsein zu erklären, lehrte Aristoteles, daß die natürlichen Substanzen sich entsprechend ihrer eigenen Eigenschaften verhalten und daß alle Naturerscheinungen entweder Prozesse oder die Manifesta-

tionen von Prozessen sind. Und da alle Prozesse ein Ziel haben, war die Erforschung der Ziele seiner Ansicht nach eine wesentliche Komponente des Studiums der Natur. Demzufolge haben für Aristoteles alle Strukturen und biologischen Tätigkeiten einen biologischen Sinn oder, wie wir heute sagen würden, eine adaptive Bedeutung. Eins seiner Hauptziele bestand gerade darin, derartige Bedeutungen aufzuklären. Aristotelische Warum-Fragen haben in der Geschichte der Biologie eine wichtige heuristische Rolle gespielt. „Warum?“ ist die wichtigste Frage, die der Evolutionsbiologe bei allen seinen Studien stellt.

Man kann sich Ursprung und Wesen der Welt auf vielerlei verschiedene Weisen vorstellen: (1) eine statische Welt von kurzer Dauer (die jüdisch-christliche, geschaffene Welt), (2) eine statische Welt von unbegrenzter Dauer (aristotelische Weltansicht), (3) eine zyklische Veränderung im Zustand der Welt, bei der Perioden goldener Zeitalter mit Perioden des Verfalls und der Wiedergeburt abwechseln, und (4) eine sich allmählich entwickelnde Welt (Lamarck, Darwin). Aristoteles' Überzeugung von einer im wesentlichen perfekten Welt schließt jeden Glauben an Evolution aus.

Die Pionierleistung des Aristoteles ist erst in den letzten Jahrzehnten in ihrem ganzen Ausmaß gewürdigt worden. Für den schlechten Ruf, den Aristoteles in vergangenen Jahrhunderten genoß, gibt es verschiedene Gründe. Einer ist, daß die Thomisten ihn zu ihrer Autorität erkoren, und als die Scholastik in Mißkredit geriet, teilte Aristoteles automatisch ihr Schicksal. Noch wichtiger ist die Tatsache, daß während der naturwissenschaftlichen Revolution des 16. und 17. Jahrhunderts nahezu das gesamte Schwerkraft auf der Physik und den exakten Naturwissenschaften lag. Aristoteles hatte eine bemerkenswerte Philosophie der Biologie entwickelt, doch war er zum Unglück zugleich davon überzeugt, man könne Makro- und Mikrokosmos in gleicher Weise behandeln, und wandte somit seine biologische Denkweise auf die Physik und die Kosmologie an. Die Ergebnisse waren ziemlich verhängnisvoll, wie Francis Bacon, Descartes und viele andere Autoren des 16., 17. und 18. Jahrhunderts niemals müde wurden aufzuzeigen. Der Hohn, mit dem diese Autoren Aristoteles überhäuften, ist angesichts der Vorzüglichkeit und Originalität des Gros seines Werkes schwer zu verstehen.

Heute gewinnt Aristoteles erneut an Wertschätzung und Anerkennung. Diese Einstellung wuchs, je mehr sich die Biologie von der Bevormundung durch die exakten Wissenschaften befreite. Erst nachdem in unserer Zeit die dualistische Natur der lebenden Organismen restlos verstanden worden war, erkannte man, daß das von Aristoteles postulierte gestaltende Prinzip dem genetischen Programm, dem detaillierten Plan für Entwicklung und Handeln, entspricht. Das hat zur Folge, daß wir Aristoteles toleranter gegenüberzustehen beginnen. Jahrhundertlang war die Welt der Philosophen und Physiker völlig taub gewesen gegenüber der Versicherung von Naturbeobachtern wie z. B. Aristoteles, daß etwas mehr erforderlich sei als die Gesetze der Physik, um aus einem Froschei einen Frosch und aus einem Hühnerei ein Huhn werden zu lassen (Mayr, 1976). Dies erfordert jedoch weder einen *élan vital*, *nisus formativus*, eine *Entelechie* oder lebendigen Geist, sondern lediglich die Einsicht, daß die komplexen biologischen Systeme das Produkt genetischer Programme sind, deren Geschichte mehr als 3 Milliarden Jahre alt ist. Keine andere These hat derart zeitraubende und adrenalinproduzierende Kontroversen heraufbeschworen wie das Märchen, Mikro- und Makrokosmos gehorchten genau den gleichen Gesetzen. Noch gibt es nur wenige Anzeichen dafür, daß diese Einsicht bereits bis zu der Mehrheit der Philosophen vorgedrungen ist, aber sie beginnt sich unter den Biologen auszubreiten.

Nach Aristoteles bestanden die drei biologischen Traditionen der Griechen weiter fort. Die Naturgeschichte, insbesondere die Beschreibung und Klassifikation von Pflanzen, erreichte in den Schriften von Theophrastos und Dioskurides einen Höhepunkt, wohingegen Plinius, dessen Interesse der Zoologie galt, ein enzyklopädischer Sammler war. Die biomedizinische Tradition erreichte ihren Gipfel in Galen (131–200), dessen Einfluß bis zum 19. Jahrhundert anhielt.

In der Philosophie nach Aristoteles bildete sich eine Polarität zwischen den Epikureern und den Stoikern heraus. Epikuros (342–271 v. Chr.) baute auf der von Demokrit gelegten Grundlage auf. Er war davon überzeugt, alles bestehe aus unveränderlichen Atomen, die herumwirbeln und wahllos zusammenstoßen. Er stellte eine gut durchdachte materialistische Erklärung der unbelebten und der lebendigen Welt auf, derzufolge alle Dinge aus natürlichen Ursachen erfolgen. Für ihn war Leben durch die Bewegungen lebloser Materie bedingt. Seine Erklärung, wie Lebenserscheinungen aus der Ansammlung geeigneter Atomkonstellationen entstehen, war bemerkenswert modern. Sein Schüler Lucrez (Titus Lucretius Carus) (99–55 v. Chr.) vertrat eine ebenso kompromißlose materialistische Atomlehre. Beide lehnten Aristoteles' teleologische Ideen ab. Lucrez argumentierte in wohlgedachter Weise gegen die Vorstellung der Zweckmäßigkeit. Er bediente sich bereits vieler Argumente, die im 18. und 19. Jahrhundert wieder vorgebracht wurden. Doch die Kritik des Aristoteles an jenen Anhängern der Atomlehre, die durch eine rein zufällige Wechselwirkung zwischen Wasser und Feuer Löwen und Eichbäume produzierten, war ganz und gar berechtigt. Galen schloß sich seiner Kritik an.

Die Beweisführung der Epikureer richtete sich in der Hauptsache gegen die Stoiker, die pantheistische Ideen vertraten und an eine zum Nutzen des Menschen geschaffene, zweckmäßige Welt glaubten. Ihrer Ansicht nach war es Aufgabe der Philosophie, die Ordnung der Welt zu verstehen; später entwickelte sich die Naturtheologie aus dem Gedankengut der Stoiker. Die Stoiker lehnten den Zufall als einen Faktor in der Welt ab; alles sei teleologisch und deterministisch. Ihre Einstellung war absolut anthropozentrisch, sie betonten die Unterschiede zwischen dem intelligenten Menschen und den instinktgeleiteten Tieren (Pohlenz, 1948).

Nach Lucrez und Galen geschah bis zur Renaissance nichts mehr in der Biologie, was wirkliche Konsequenzen gehabt hätte. Die Araber trugen, soweit ich das beurteilen kann, nichts Wichtiges zur Biologie bei. Das gilt sogar für zwei arabische Gelehrte, Avicenna (980–1037) und Aberrhos (Ibn Rosh, 1120–1198), die ein besonderes Interesse an biologischen Fragen hatten. Allerdings war die Wiederentdeckung des Aristoteles in der westlichen Welt den arabischen Übersetzungen seiner Werke zu verdanken, und dies war vielleicht der größte Beitrag, den die Araber zur Geschichte der Biologie geleistet haben. Ein weiterer Beitrag von ihnen war eher indirekter Art. Die Griechen waren große Denker, doch sie experimentierten nur in begrenztem Umfang (Regenbogen, 1934). Demgegenüber waren die Araber groß im Experimentieren, und man kann sogar behaupten, daß sie das Fundament legten, auf dem später die experimentelle Naturwissenschaft entstehen sollte. Jedoch war es ein langer und gewundener Pfad, der schließlich zu diesem Ziel führte; die wichtigste Zwischenstation war die Alchimie.

Das christliche Weltbild

Als das Christentum die abendländische Welt eroberte, trat ein völlig neues Weltbild an die Stelle der griechischen Vorstellung von einer ewigen, im wesentlichen statischen Welt. Die christliche Theologie ist von der Idee der Schöpfung beherrscht. Nach der Bibel ist die Welt in relativ junger Zeit geschaffen worden und alles Wissen über sie ist im offenbaren Wort enthalten. Diese Lehre schloß jede Notwendigkeit, ja jede Möglichkeit aus, Warum-Fragen zu stellen oder Vorstellungen von einer Evolution zu hegen. Die Welt, von Gott geschaffen, war „die beste aller möglichen Welten“, wie Leibniz es später ausdrückte. Die Einstellung des Menschen zur Natur war beherrscht durch Gottes Gebot: „Seid fruchtbar und mehret euch und füllet die Erde und machet sie euch untertan, und herrschet über die Fische im Meer und die Vögel des Himmels, über das Vieh und alle Tiere, die auf der Erde sich regen“ (Genesis 1, 28). Die Natur war dem Menschen untertan; im hebräischen oder christlichen Dogma gab es kein Einssein mit der Natur, wie es die Animisten empfinden und wie es sich in vielen buddhistischen Religionen widerspiegelt. Die in jüngerer Zeit proklamierte Achtung vor der Umwelt war den großen monotheistischen Religionen des nahen Ostens fremd (White, 1967).

Keine andere Entwicklung im Christentum war für die Biologie so wichtig wie die Weltsicht, die als Naturtheologie bezeichnet wird. In den Schriften der Kirchenväter wird die Natur gelegentlich mit einem Buch verglichen – ein natürliches Analogon zu dem offenbaren Buch der christlichen Religion, der Bibel. Die Gleichwertigkeit der beiden „Bücher“ legt den Gedanken nahe, ein Studium des Buches der Natur, der Schöpfung Gottes, könne als Ausgangspunkt für die Entwicklung einer Naturtheologie als Ergänzung zur offenbaren Theologie der Bibel dienen.

Die christliche Naturtheologie war keine neue Philosophie. Die Harmonie der Welt und die ersichtliche Vollkommenheit der Anpassungen im Reich des Lebendigen hatte schon lange vor dem Christentum immer wieder die Beobachter beeindruckt. Schon im Alten Reich der Ägypter (Memphis), zweitausend Jahre vor den Griechen und Hebräern also, hatte man eine schöpferische Intelligenz postuliert, die den Naturerscheinungen ihre Form gegeben habe. Genauere teleologische Aussagen finden sich bei Herodot und Xenophon. Platon sah die Welt als Schöpfung eines intelligenten, guten, logisch denkenden und göttlichen Künstlers. Der Gedanke von der Erde als einer gestalteten und geeigneten Umwelt für das Leben wurde von den Stoikern weiter gepflegt und bereichert. Galen trat voller Überzeugung für die Idee einer geplanten Welt ein, das Werk eines weisen und mächtigen Schöpfers. Niemand jedoch war für die Entwicklung der Naturtheologie von größerer Bedeutung als der heilige Thomas von Aquin. Durch seine Schriften wurde eine teleologische Weltsicht im abendländischen Denken zur vorherrschenden Geisteshaltung. In seiner *Summa theologiae* beruht der fünfte Beweis der Existenz Gottes auf der Ordnung und Harmonie der Welt, denn diese setzen voraus, daß es ein intelligentes Wesen geben muß, das alle natürlichen Dinge ihrem Ziel zuführt.

Trotz der Lehren der Naturtheologie war das Zeitalter der Scholastik der Entwicklung der Naturwissenschaften keineswegs förderlich. Die Scholastiker waren Rationalisten; sie bemühten sich darum, die Wahrheit nicht durch Beobachtung oder Experiment, sondern durch Logik zu finden. Daher ihre endlosen Disputationen. Lehre und Suche nach der Wahrheit, so wie sie sie betrieben, war das Privileg des Klerus. Das Studium natürlicher Dinge, ja überhaupt jeder empirische Ansatz, wurde im allgemeinen verachtet. Die vorherrschende Philosophie der Scholastik war die thomistische Philoso-

phie, die nach Thomas von Aquins eigener Überzeugung hauptsächlich von Aristoteles abgeleitet war. Diese Philosophie ist unter dem sonderbar irreführenden Namen Realismus bekannt. Für einen modernen Biologen ist sie vor allem durch ihre uneingeschränkte Unterstützung des Essentialismus gekennzeichnet. Dagegen betonte der Nominalismus als einzige andere einflußreiche Schule der Scholastik, es existierten lediglich Individuen, die durch Namen zu Klassen zusammengefaßt würden. Während des Mittelalters übte der Nominalismus keinen Einfluß auf die Biologie aus, und es ist immer noch keinesfalls klar, ob und in welchem Maße er zu dem schließlichen Entstehen von Empirizismus und Populationsdenken beitrug.

Die Vorstellung der christlichen Kirche von der überragenden Autorität des „offenbarten Wortes“ wurde im Mittelalter kurioserweise auf andere Schriften ausgedehnt, insbesondere auf das Werk des Aristoteles und sogar auf die Schriften arabischer Gelehrter wie Avicenna. Entflammte eine Debatte darüber, wie viele Zähne ein Pferd habe, so schlug man, um die Antwort zu finden, eher bei Aristoteles nach, als daß man einem Pferd ins Maul sah. Die nach innen gerichtete Welt der mittelalterlichen Christenheit schenkte der Natur wenig Aufmerksamkeit. Das begann sich im 12. und 13. Jahrhundert ein wenig zu ändern. Hildegard von Bingen (1098–1179) und Albertus Magnus (1193–1280) schrieben über Naturgeschichte, doch ist ihr Schaffen qualitätsmäßig nicht mit dem des glänzenden Beobachters Friedrich II (1194–1250) zu vergleichen; sein großartiges Buch *Kunst der Falkenjagd* (*De arte venandi cum avibus*) war durch das Interesse an Morphologie und Biologie der Vögel seiner Zeit um viele Jahrhunderte voraus. Friedrichs echte Kenntnis des lebendigen Tieres, die so offenkundig auf persönlicher Erfahrung beruhte, stand hoch über dem Niveau anderer zeitgenössischer naturgeschichtlicher Schriften, für die die unkritischen Kompilationen von Cantimpré oder Beauvais als Beispiele angeführt sein mögen (Stresemann, 1975). Friedrichs Einfluß war vielfältig. Er ließ einige von Aristoteles' Schriften ins Lateinische übersetzen und war Schirmherr der medizinischen Fakultät von Salerno (gegründet 1150), wo zum ersten Mal seit mehr als tausend Jahren menschliche Körper sezirt wurden.

Nach Salerno wurden in verschiedenen Teilen Europas Universitäten gegründet, vor allem in Italien (Bologna, Padua), Frankreich (Paris, Montpellier) und England (Oxford und Cambridge). Jede von ihnen hat ihre ureigenste Geschichte, einige begannen als medizinische Fakultäten oder Rechtsschulen, andere, wie die (etwa 1200 gegründete) Sorbonne, als theologische Fakultäten. Die meisten von ihnen wurden rasch zu Zentren der Scholastik, und es herrscht keineswegs Einigkeit darüber, ob sich ihre Existenz günstig oder nachteilig auf die abendländische Gelehrsamkeit ausgewirkt habe. Auf einigen Gebieten (zum Beispiel dem der Anatomie) entwickelten sie sich schließlich zu Zentren fortschrittlicher Forschung. Zu Mittelpunkt der biologischen Forschung wurden die Universitäten erst im späten 18. und frühen 19. Jahrhundert.

Logik, Kosmologie und Physik (Crombie, 1952) erlebten im späten Mittelalter eine bemerkenswerte Wiedergeburt, deren hohes intellektuelles Niveau erst in der jüngsten Generation richtig gewürdigt worden ist. Im Vergleich zu ihnen lag die Biologie immer noch im tiefen Schlummer. Von allen Aspekten der lebenden Natur widmete man sich lediglich medizinischen Problemen oder Fragen der menschlichen Biologie. Vergeblich sucht man nach irgendeinem Bemühen, sich mit den großen unergründlichen Fragen des Lebens auseinanderzusetzen, die für spätere Jahrhunderte und für den modernen Geist von solch großer Faszination sein sollten. Man hat das Empfinden, dieser Mangel an Interesse habe auf irgendeine Weise mit der extremen Frömmigkeit des Zeitalters zu

tun gehabt, die keine Fragen über Gottes Schöpfung zuließ, doch dann wundert man sich, warum sich dieses Tabu nicht auch auf die Physik und Kosmologie erstreckte. Lag es daran, daß das Ansehen der Mathematik und ihre theologische Neutralität automatisch zu Physik und Kosmologie führten, während es keinen solchen „Schlüssel“ gab, der die Tür zur Biologie geöffnet hätte? Die Naturtheologie schlug schließlich eine solche Bresche, aber erfolgreich war sie damit erst im 17. Jahrhundert. War es die Entdeckung exotischer Länder, in denen dieselben Himmelskörper zu sehen waren und dieselben physikalischen Gesetze galten wie in Europa, wo aber gänzlich andere Faunen oder Floren gefunden wurden? Lag es daran, daß es zur Erklärung der Erscheinungen des Lebens erforderlich ist, sehr viel differenziertere Fragen zu stellen als sie das Studium fallender Körper aufwirft? Wer soll das wissen? Es fehlt uns immer noch an einer brauchbaren Analyse der zeitlichen Verzögerung zwischen dem Erwachen der mechanischen Wissenschaften und dem erst nach dem Ende des Mittelalters erfolgenden Wiederaufleben der Biologie.

Die Renaissance

Während der Renaissance erwachte ein neues Interesse an der Naturgeschichte und Anatomie. Beide gehörten zur Medizin, und die eifrigsten Forscher auf diesen Gebieten waren Lehrer der Medizin oder praktizierende Ärzte. Wie sich aus der Zahl von Kräuterbüchern ersehen läßt, war das Studium von Heilkräutern während des ganzen ausgehenden Mittelalters weit verbreitet, insbesondere nachdem die Werke von Theophrastos und Dioskurides wieder verfügbar geworden waren. Doch bedurfte es der Pflanzenbücher von Brunfels, Bock und Fuchs, um eine neue „Zurück-zur-Natur“-Bewegung in der Pflanzenforschung einzuleiten (siehe Kapitel 4). Allmählich begann sich auch der befreiende Einfluß des Kennenlernens fremder Länder und Kontinente bemerkbar zu machen. Es begann mit den Kreuzzügen, dann kamen die Reisen der venezianischen Kaufleute (wie Marco Polos Reise nach China) und die Entdeckungsfahrten der portugiesischen Seefahrer, und den Höhepunkt bildete die Entdeckung der Neuen Welt durch Christoph Colombus (1492). Eine entscheidende Folge dieser Reisen war die plötzliche Erkenntnis der ungeheuren Vielfalt des Tier- und Pflanzenlebens überall auf der Erde. Diese Einsicht wiederum führte zu der Veröffentlichung mehrerer enzyklopädischer Naturgeschichten, etwa denen von Wotton, Gesner und Aldrovandi, wie auch zu mehr speziellen Naturgeschichten, z. B. der von Belon über Vögel und der von Rondelet über Meeresorganismen.

Anatomie wurde in den mittelalterlichen medizinischen Fakultäten gelehrt, insbesondere in Italien und Frankreich, allerdings auf eine sonderbar literarische Art. Der Medizinprofessor las nämlich Textstellen von Galen vor, während ein Assistent („Chirurg“) die entsprechenden Teile des Körpers seziierte. Letzteres erfolgte mehr schlecht als recht, galten doch die Rhetorik und die Disputationen der Professoren, die alle nichts anderes taten, als Galen zu interpretieren, als weitaus wichtiger als das Sezieren. Keiner trug so viel dazu bei, diesen Zustand zu ändern, wie Andreas Vesalius (1514–1564). Er beteiligte sich selbst aktiv am Sezieren, erfand neue Seziergeräte und veröffentlichte schließlich ein anatomisches Werk mit großartigen Illustrationen: *De Humani Corporis Fabrica* (1543). In diesem Werk korrigierte er eine Reihe von Irrtümern Galens, machte jedoch selbst nur eine begrenzte Zahl von Entdeckungen und behielt den aristotelischen

Rahmen der physiologischen Erklärung bei. Trotzdem begann mit Vesalius eine neue Ära in der Anatomie, in der das scholastische Vertrauen auf die tradierten Texte durch eigene Beobachtungen ersetzt wurde. Die Nachfolger des Vesalius, unter ihnen Falloppio, Fabricius ab Aquapendente, Eustachi, Cesalpino und Severino, machten nicht nur wichtige Entdeckungen in der menschlichen Anatomie, mehrere von ihnen leisteten darüber hinaus auch bedeutende Beiträge zur vergleichenden Anatomie und zur Embryologie. Die besondere Bedeutung dieser Entwicklung liegt darin, daß sie die Grundlage für einen Neubeginn in der Physiologie legte.

Die angewandten Wissenschaften, d.h. Technik und Ingenieurwesen, bereiteten während der Renaissance den Boden für eine völlig neue Betrachtungsweise der Dinge vor. Die Mechanisierung des Weltbildes, die sich aus dieser Bewegung ergab, erreichte einen ersten Gipfelpunkt in den Ideen von Galileo Galilei (1564–1642) und seiner Schüler und Mitarbeiter. Für sie war die Natur ein gesetzgebundenes System bewegter Materie. Bewegung war der Kern von allem, und für alles mußte es eine mechanische Ursache geben. Galileis Betonung der Quantifizierung kommt in seiner Ermahnung zum Ausdruck: „Miß alles, was meßbar ist, und mache das Nichtmeßbare meßbar!“. Dies alles führte zur Entwicklung und Verwendung von Instrumenten zur Bestimmung von Mengen und zur Berechnung von Regelmäßigkeiten, die die Aufstellung allgemeiner Gesetze erlaubten; es führte dazu, daß man mehr auf Beobachtung und Experiment vertraute als auf das Wort von Autoritäten. Das bedeutete insbesondere eine Ablehnung bestimmter Aspekte der aristotelischen Lehre, die durch den Einfluß der Thomisten autoritative Züge angenommen hatten.

Die Angriffe gegen Aristoteles kamen nicht nur von den Physikern, sondern auch aus der Philosophie. Francis Bacon, besonders ätzend in seiner Kritik an Aristoteles, wurde zum Propheten der induktiven Methode, obgleich seine eigenen biologischen Theorien ganz und gar deduktive Konstruktionen waren. Bacons großes Verdienst jedoch war seine Betonung der Unvollständigkeit unseres Wissens, im Gegensatz zu dem mittelalterlichen Glauben, daß Wissen vollkommen sei.

Der bei weitem bedeutendste Beitrag der wissenschaftlichen Revolution zur Biologie war eine neue Einstellung zur Forschung: die uneingeschränkte Ablehnung der sterilen Scholastik, des Bemühens, die Wahrheit bloß durch Logik zu finden. Man legte nun größeres Gewicht auf Experiment und Beobachtung, auf das Sammeln von Tatsachen. Dies begünstigte die Erklärung der Regelmäßigkeiten in den Erscheinungen der Welt durch Naturgesetze. Es wurde zur Aufgabe des Wissenschaftlers, diese Gesetze zu entdecken. Die tatsächliche Anzahl konkreter Beiträge einer derartigen mechanistischen Methode zur Biologie ist jedoch sehr klein. Zu ihnen gehören Harveys Messungen der Blutmenge, ein wichtiges Glied in seiner Beweiskette zum Nachweis des Blutkreislaufs, ferner die Studien einiger Anatomen, insbesondere Giovanni Alfonso Borellis (1608–1679) Arbeiten über Lokomotion. In der Tat ist kein anderer Zweig der Physiologie für eine mechanische Analyse besser geeignet als die Bewegung von Extremitäten, Gelenken und Muskeln.

Die Veröffentlichungen von Newtons *Principia* im Jahre 1687, in denen eine Mechanisierung der gesamten unbelebten Welt auf mathematischer Basis vorgeschlagen wurde, ermutigte die Physiologen, an ihre Probleme mit mechanistischen Methoden heranzugehen. Mehr als je zuvor wurde es nun modern, alles auf physikalische Weise (durch Kräfte und Bewegungen) zu erklären, so ungeeignet eine derartige Erklärung auch für die Mehrzahl biologischer Erscheinungen sein mochte. Zum Beispiel akzeptierte man

mehr als 150 Jahre lang die Erklärung der Warmblütigkeit von Säugetieren und Vögeln mit der Reibung des Blutes in den Blutgefäßen, obgleich sie mit einigen einfachen Experimenten oder durch die Beobachtung des Blutkreislaufs in kaltblütigen Amphibien oder Fischen von gleicher Körpergröße wie Mäuse und Vögel hätte widerlegt werden können. Oberflächliche physikalistische Erklärungen waren im 17. und 18. Jahrhundert und gelegentlich noch später ein großes Hindernis für die biologische Forschung.

Wie Radl (1913) vor langem gezeigt hat, bedeutete der Triumph der exakten Wissenschaften während der wissenschaftlichen Revolution in vielerlei Hinsicht eine Niederlage für die Biologie und für alle jene spezifisch biologischen Denkweisen, die erst im 19. und 20. Jahrhundert wieder zu Ansehen gelangt sind, wie Teleonomie (verleumdet als die Suche nach den letzten Ursachen), Systemdenken, das Studium qualitativer und durch Emergenz entstehender Merkmale, auch historischer Entwicklungen. All dies wurde vernachlässigt, wenn nicht sogar bekämpft und lächerlich gemacht. Die Antwort der Lebenswissenschaften auf die Attacken der Physiker war entweder ein vergeblicher Versuch, biologische Vorgänge mit Hilfe der völlig ungeeigneten Fachausdrücke der Physik („Bewegungen und Kräfte“) auszudrücken, oder ein ebenso vergeblicher Rückzug auf den Vitalismus oder übernatürliche Erklärungen. Erst vor erstaunlich kurzer Zeit haben Biologen die intellektuelle Kraft aufgebracht, ein erklärendes Paradigma zu entwickeln, das die einzigartigen Merkmale des Reiches des Lebendigen in vollem Maße berücksichtigt (s. Kap. 2) und dennoch restlos mit den Gesetzen der Chemie und Physik vereinbar ist.

Descartes

Niemand hat vermutlich mehr zur Verbreitung des mechanistischen Weltbildes beigetragen als der Philosoph René Descartes (1596–1650). Wie Platon, war auch er in seinem Denken stark von der Mathematik beeinflusst, seine brillianteste Leistung auf diesem Gebiet war wahrscheinlich die Erfindung der analytischen Geometrie. Seine Angriffe auf die aristotelische Kosmologie waren gerechtfertigt und konstruktiv, obwohl sich seine eigenen Vorschläge letzten Endes ebenso wenig durchsetzten. Seine These jedoch, die Lebewesen seien bloße Maschinen, mußte jeden Biologen beleidigen, der auch nur das mindeste von Organismen verstand. Descartes' krasser Mechanismus stieß daher auf heftigen Widerstand in Form eines ebenso absurden teleologischen Vitalismus. Es ist vermutlich kein Zufall, daß Frankreich, das Land mit den extremsten Mechanisten von Descartes bis zu La Mettrie und Holbach, vielleicht auch die Hochburg des Vitalismus war. Descartes' Behauptungen, Lebewesen seien nichts als Maschinen, die menschliche Spezies unterscheide sich von ihnen durch den Besitz einer Seele, alle Wissenschaft müsse auf Mathematik aufbauen, wie auch viele andere seiner allzu stark verallgemeinernden dogmatischen Aussagen, die sich inzwischen als völlig falsch erwiesen haben, waren ein Mühlstein um den Hals der Biologie, dessen Auswirkungen (in der Kontroverse Mechanismus-Vitalismus, zum Beispiel) noch bis zum Ende des 19. Jahrhunderts spürbar waren. Einer der schwächsten Bausteine in Descartes' Gedankengebäude war seine Erklärung der Entstehung der Lebewesen. Sie entstanden seiner Ansicht nach durch das zufällige Zusammentreffen von Partikeln. Letzten Endes betrachtete er also die Natur als ein Resultat des blinden Zufalls. Diese These stand jedoch deutlich im Widerspruch zu der Ordnung der Natur und den bemerkenswerten Anpassungen aller Kreaturen, die aufzuzeigen die Naturforscher nicht müde wurden.

Am verblüffendsten an Descartes ist, daß sein Gedankensystem großteils thomistisch ist, mochte er selbst auch das Gegenteil beteuern. Eine gute Illustration seiner Denkweise sind die Schlüsse über seine eigene Existenz: „Aus dem allen erkannte ich, daß ich eine Substanz war, deren ganze Wesenheit oder Natur im Denken besteht und die, um zu sein, keines Ortes bedarf, noch auch von irgend einem materiellen Dinge abhängt. Es ist demnach dieses Ich, d. h. die Seele, durch die ich bin, was ich bin, von meinem Körper gänzlich verschieden (*distinct*) und selbst leichter zu erkennen, als er; und wenn es keinen Körper gäbe, so würde sie trotzdem genau das bleiben, was sie ist“ (*Abhandlung über die Methode*, Vierter Teil). Die meisten seiner Resultate auf dem Gebiet der Physiologie erhielt er durch Deduktion, nicht durch Beobachtung oder Experiment. Wie schon Platon vor ihm, so bewies auch Descartes durch das Versagen seiner Methode, daß man biologische Probleme nicht durch mathematisches Argumentieren lösen kann. Es ist noch viel Forschungsarbeit zu leisten, bevor sich genau sagen läßt, welchen Einfluß Descartes auf die spätere Entwicklung der Biologie hatte, insbesondere in Frankreich. Dazu gehört auch die Frage, wie weit der Kartesianismus für die geringe Resonanz verantwortlich ist, die der Evolutionsgedanke (z. B. die Lamarckschen Vorstellungen) in späteren Jahrhunderten in Frankreich fand. Rückblickend ist besonders bemerkenswert, mit welcher Naivität Descartes und einige seiner Nachfolger rein physikalische Erklärungen oberflächlichster Art akzeptierten. Buffon, zum Beispiel, kam zu dem Ergebnis, daß „eine einzige Kraft“, nämlich die Schwerkraft, „die Ursache aller Erscheinungen der rohen Materie ist, und daß diese Kraft, zusammen mit der Wärmekraft, die lebenden Moleküle produziert, von denen alle Wirkungen organisierter Körper abhängen“ (*Oeuvr. Phil.*, S.41).

Vielleicht mußte die Biologie in der Tat eine Phase durchmachen, in der sich der sterile kartesianische Physikalismus durchsetzte. Die Scholastiker hatten unglücklicherweise Aristoteles' durchaus richtigen Nachweis popularisiert, daß die biologische Form nicht in Begriffen bloß unbelebter Materie verstanden werden könne, an die Stelle der aristotelischen Psyche jedoch die Seele des christlichen Dogmas gesetzt. Die Physiologie eines Aristoteles und Galen wurde, im christlichen Sinn einer Seele interpretiert, wissenschaftlich unhaltbar. Unter diesen Umständen gab es für Descartes zwei Möglichkeiten. Er konnte entweder zu der aristotelischen „Form“ zurückkehren und sie neu definieren, wie die moderne Biologie mit dem genetischen Programm, oder er konnte für die Tiere auf die christliche Seele verzichten, ohne etwas anderes an ihre Stelle zu setzen; dann war der Organismus ein Stück unbelebter Materie gleich allen anderen unbelebten Dingen. Er optierte für die letztere Möglichkeit; eine inakzeptable Entscheidung für jeden Biologen, der weiß, daß ein Lebewesen mehr als bloß unbelebte Materie ist. Daß Descartes sie annahm, beweist, wie wenig er Biologe war. Nur bei seinem Nachdenken über den Menschen erkannte er, daß an seiner These etwas falsch sein mußte. So übernahm er den Dualismus von Körper und Seele, der (bei Descartes nicht neu) uns seither Schwierigkeiten bereitet.

Die Herrschaft der mechanischen Weltsicht war allerdings nicht vollständig. In der Tat waren die Behauptungen der Galileischen Mechanisten und der Kartesianer derart extrem, daß sie fast unverzüglich Gegenströmungen auslösten. Zwei dieser Strömungen sind für die Geschichte der Biologie von besonderer Bedeutung: das Entstehen der qualitativ-chemischen Tradition und das Studium der Vielförmigkeit. Beide wurzelten zum Teil in der wissenschaftlichen Revolution.

Im 16. Jahrhundert entstand in der Physiologie eine neue Richtung, die sich, statt auf

Bewegungen und Kräfte, auf Beschaffenheit (Qualität) und chemische Bestandteile konzentrierte. Dieser Ansatz war im Prinzip keineswegs anti-physikalistisch, denn er erklärte Lebensvorgänge mit Begriffen, Gesetzen und Mechanismen, die zunächst entwickelt worden waren, um Prozesse in der unbelebten Welt zu erklären. Ich erwähne Paracelsus (1493–1541) und seine Schüler, ferner die Alchimisten und die Schule, die man gewöhnlich als Iatrochemie bezeichnet. So wenig aussichtsreich diese neue Strömung zu Beginn war, und so falsch in Einzelheiten, um so nachhaltiger war ihr Einfluß auf lange Sicht für die kausale Analyse biologischer Erscheinungen, im Gegensatz zu strikt mechanistischen Richtungen. Paracelsus, Genie und Scharlatan, der an Magie und okkulte Kräfte glaubte, lehnte die Bedeutung der traditionellen vier Elemente der Griechen ab und ersetzte sie durch Chemikalien, insbesondere Schwefel, Quecksilber und Salz. Seine Auffassung der Lebensprozesse als chemische Vorgänge begründete eine neue Tradition, die durch J. H. van Helmont (1577–1644) zum Beginn einer neuen Phase in der Geschichte der Physiologie wurde. Van Helmonts Schriften enthalten eine merkwürdige Mischung aus Aberglauben, Vitalismus und außerordentlich scharfsinnigen Beobachtungen. Er prägte den Ausdruck „Gas“ und betrieb wichtige Studien an CO_2 . Er erkannte die Azidität des Magens und die Alkalinität des Dünndarms und leitete damit ein ganz neues Forschungsgebiet in der Ernährungsbiologie ein. Das Eindringen chemischer Erklärungen in die Physiologie hielt unter seinen Schülern (z. B. Stahl) an.

Die Entdeckung der Vielfalt

Die Bemühungen um eine mechanistische Erklärung aller Erscheinungen dienten unter anderem dem Ziel, die Einheit der Naturwissenschaft zu fördern. Die Physiker hatten den Ehrgeiz, die Phänomene des Universums auf ein Minimum an Gesetzen zu reduzieren. Die Entdeckung der nahezu unbegrenzten Mannigfaltigkeit von Tieren und Pflanzen provozierte auf dem Gebiet der Erforschung der lebenden Organismen eine fast diametral entgegengesetzte Tendenz. Die Pflanzenkenner und Enzyklopädisten hatten die Tradition von Theophrastos und Aristoteles neu belebt, indem sie die verschiedenartigsten Organismen entdeckten und in liebevoller Kleinarbeit beschrieben. Immer mehr Naturforscher widmeten sich nun der Erforschung der Vielfalt der Natur und erkannten, daß die Welt der Schöpfung weitaus reicher war, als man sich hatte träumen lassen. Und die Herrlichkeit Gottes konnte man in jeder seiner Kreaturen erforschen, von den niedrigsten bis hinauf zu Nashörnern und Elefanten, bewundert von Dürer und Gesner.

Gleichzeitig trug die wissenschaftliche Revolution dazu bei, das Interesse an der Vielfalt der Natur noch weiter zu beleben. In der geistigen Atmosphäre der Mechanisierung wurden zahlreiche neue Instrumente entwickelt, deren wichtigstes für die Biologen das Mikroskop war. Die Mikroskopie eröffnete dem Biologen eine neue Welt. Zwar gestatteten die ersten Mikroskope lediglich eine zehnfache Vergrößerung, doch reichte dies aus, um die Existenz eines gänzlich unerwarteten lebenden Mikrokosmos zu enthüllen, vor allem der für das bloße Auge unsichtbaren im Wasser lebenden Organismen.

Die beiden hervorragendsten Wissenschaftler aus den Anfängen der Mikroskopie waren Anton van Leeuwenhoek (1632–1723) und Marcello Malpighi (1628–1694). Sie beschrieben Tier- und Pflanzengewebe (Geburtsstunde der Histologie) und entdeckten Süßwasserplankton, Blutzellen und sogar das Spermatozoon. Charakteristisch für diese frühe Mikroskopie war die Freude am Entdecken. Ohne bestimmtes Ziel untersuchten

diese Forscher nahezu jedes vergrößerbare Objekt und beschrieben, was sie sahen; biologische Theorie findet man in ihren Schriften sehr wenig. Nebenbei gesagt, war dreihundert Jahre später eine ähnliche Einstellung auch für die ersten Anwendungen des Elektronenmikroskops bezeichnend.

In dieser Zeit wurden auch die Insekten als Objekt für wissenschaftliche Studien entdeckt. Francesco Redi wies im Jahre 1668 nach, daß Insekten nicht durch Urzeugung entstehen, sondern sich aus Eiern entwickeln, die von befruchteten Weibchen gelegt werden. Jan Swammerdam (1637–1680) leistete hervorragende anatomische Arbeit an der Honigbiene und anderen Insekten. Pierre Lyonnet, Ferchault de Réaumur, de Serres, Leonhard Frisch und Roesel von Rosenhof waren weitere Naturforscher des 17. und 18. Jahrhunderts, die Wichtiges zur Kenntnis der Insekten beitrugen. Die meisten von ihnen wurden von der reinen Freude getrieben, zu beschreiben, was sie entdeckt hatten, selbst wenn es sich lediglich um die 4041 Muskeln einer Raupe handelte (Lyonnet, 1762; s. Kapitel 4).

Der Enthusiasmus über die außerordentliche Vielfalt der Welt des Lebendigen wurde noch weiter angefeuert von dem Erfolg der Seereisen und von der Fülle an exotischen Pflanzen und Tieren, die Entdeckungsreisende aus aller Herren Länder in die Heimat brachten. Kapitän Cook nahm die Forsters, Vater und Sohn, auf einer seiner Reisen als Naturkundler mit. Der jüngere Forster inspirierte Alexander von Humboldt, der wiederum den jungen Charles Darwin. Die Ära der Überseereisen und Forschungsexpeditionen in fremden Ländern brachte einen wahren Begeisterungstaukel für exotische Organismen mit sich. Riesige Sammlungen wurden angelegt, als Beispiel seien nur die Sammlungen der Schirmherren von Linnaeus in den Niederlanden, von Banks und seinen Konkurrenten in London und des von Buffon geleiteten Jardin du Roi in Paris genannt.

Das exponentielle Wachstum der Sammlungen erweckte als vordringlichstes Bedürfnis der Zeit die Klassifizierung. Nach seinen Anfängen bei Cesalpino (1583), Tournefort und John Ray (zu deren Werk, s. Kap. 4), erreichte das Zeitalter der Klassifizierung seinen Höhepunkt in Carl Linnaeus (1707–1778). Zu seiner Zeit wurde seine Bedeutung mehr als die jedes anderen Naturforschers seit Aristoteles gepriesen; doch schon hundert Jahre später wurde sein Werk als pedantischer Rückfall in die Zeit der Scholastik verunglimpft. Heute sehen wir ihn als ein Kind seiner Zeit, hervorragend in Vielem und blind in Anderem. In der Fauna und Flora seiner Heimat beobachtete er (wie John Ray vor ihm) die deutliche Diskontinuität der Arten und ging davon aus, daß die Umwandlung einer Art in eine andere unmöglich sei. Sein Beharren auf der Konstanz und scharfen Abgrenzung der Arten, zumindest in seinen frühen Schriften, bereitete den Weg für die spätere Entwicklung einer Evolutionstheorie. Erst in den letzten Jahren hat man sich wieder der Beiträge erinnert, die Linnaeus zur Pflanzengeographie und Ökologie geleistet hat. Den meisten seiner Nachfolger fehlte es leider an seiner natürlichen Begabung, und sie fanden volle Befriedigung in der Beschreibung neuer Arten.

Aber nicht alle Naturforscher der Epoche verfielen der Modekrankheit der Artenbeschreibung. J. G. Kölreuter (1733–1806) zum Beispiel, begann zwar mit dem tradierten Interesse an der Natur der Arten, doch leistete er Pionierarbeit in der Genetik, Befruchtung und Blütenbiologie der Pflanzen. C. K. Sprengel (1750–1816) führte mit umfassenden Versuchen über die Befruchtung von Pflanzen diese Studien fort. Obwohl die Arbeit dieser beiden Forscher zu ihrer Zeit fast unbekannt blieb, war sie ein Teil des Funda-

ments, auf dem Darwin später seine experimentelle Forschung über Befruchtung (und Fruchtbarkeit) bei Pflanzen aufbaute.

Eine gänzlich andere Tradition der Naturgeschichte als die von Linnaeus wurde von Buffon begründet, dessen *Histoire naturelle* (1749ff.) fast von jedem gebildeten Europäer gelesen wurde. Das Schwergewicht dieses Werkes lag auf der Darstellung des lebenden Tieres und seiner Lebensgeschichte, und es hatte einen gewaltigen Einfluß auf die naturgeschichtlichen Studien – einen Einfluß, der erst in unserer modernen Zeit der Ethologie und Ökologie voll zum Tragen kam. Im 18. und 19. Jahrhundert befand sich das Studium der Naturgeschichte fast völlig in den Händen von Amateuren, vor allem Landpfarrern wie Zorn, White (Vikar in Selborne) und C. L. Brehm. So brilliant Buffon auch das naturgeschichtliche Wissen populär machte, seinen größten Einfluß übte er vermutlich durch seine stimulierenden, oft wagemutig neuartigen Ideen aus. Er hatte einen wahrhaft befreienden Einfluß auf das zeitgenössische Denken, und zwar auf so verschiedenen Gebieten wie Kosmologie, Embryonalentwicklung, Artproblem, natürliches System und Erdgeschichte. Er selbst rang sich nie ganz zu einer Theorie der Evolution durch, doch bereitete er ohne jede Frage den Boden für Lamarck vor (s. Kap. 7). Ich stimme völlig mit dem überein, was Nordenskiöld über Buffon sagt (1926, S. 231): „Die Gerechtigkeit verlangt aber, daß wir seine Verdienste anerkennen, denn er war zweifellos auf dem rein theoretischen Gebiet der hervorragendste unter den Biologen des 18. Jahrhunderts, der an Gedanken der reichste war, und dessen fruchtbare Ideen noch in weiterer Zukunft von Einfluß waren“.

Die Mannigfaltigkeit ist natürlich ein Phänomen, das ganz und gar nicht in das Newtonsche Schema physikalischer Gesetze hineinzupassen scheint. Doch da Gesetze der Beweis für die Existenz eines gesetzgebenden Schöpfers waren, waren die Erforscher der Vielfalt – von Kiehmayer über die Quinaristen bis zu Louis Agassiz –, herausgefordert, Gesetze zu entdecken, die die Vielfalt ordneten. Diese Bemühungen förderten, weitgehend entgegen der Absicht ihrer Autoren, eine Menge Beweismaterial zugunsten der Evolution zutage.

Linnaeus begründete in jeder Hinsicht die Wissenschaft der Systematik und Buffon machte das Studium der Natur zu jedermanns Zeitvertreib. Die Physiologie erklimmte neue Höhen mit Haller, und die Embryologie mit Bonnet und Wolff. Das Resultat war, daß die Biologie, die im 17. Jahrhundert weitgehend im Schatten der Physik und der exakten Wissenschaften gestanden hatte, in der Mitte des 18. Jahrhunderts den ihr zustehenden Platz einzunehmen begann.

Das Hauptanliegen des Jahrhunderts war ohne Zweifel das Beschreiben, Vergleichen und Klassifizieren von Organismen. Die Anatomie, seit ihren Anfängen in erster Linie eine Methode der physiologischen Forschung, wurde nun zunehmend zu einer vergleichenden Wissenschaft. Sie entwickelte sich zu einer weiteren Methode des Studiums der Vielfalt. Der eigentliche Beginn der vergleichenden Methode, der zweiten bedeutenden Methode der Naturwissenschaft (neben dem Experiment), fällt in die zweite Hälfte des 18. Jahrhunderts. Zwar waren bereits seit dem 16. Jahrhundert vergleichende Untersuchungen durchgeführt worden, beispielsweise von Belon, Fabrizio und Serverino, doch zu einer systematischen Forschungsmethode wurde der Vergleich erst bei Camper, Hunter, Pallas, Daubenton und vor allem Vicq d'Azyr. Die so begründete neue Tradition erreichte einen ersten Höhepunkt in dem Werk Cuviers, der in einer Reihe methodischer Studien mit besonderem Gewicht auf den Invertebraten das Fehlen jeglicher Zwischenglieder zwischen den Hauptstämmen des Tierreichs nachwies, und daher

die Existenz einer *scala naturae* ablehnte. Nach 1859 lieferten vergleichende anatomische Studien einige der überzeugendsten Beweise zugunsten Darwins Theorie von der gemeinsamen Abstammung.

Naturtheologie

Ein moderner Mensch kann sich nur schwer die Einheit von Wissenschaft und christlicher Religion vergegenwärtigen, die zur Zeit der Renaissance und bis weit ins 18. Jahrhundert hinein bestanden hat. Der Grund für das Fehlen eines Konflikts zwischen Naturwissenschaft und Theologie lag darin, daß beide in der Naturtheologie (Physiko-Theologie) – der Wissenschaft der Epoche – miteinander verschmolzen worden waren. Der Naturtheologe erforschte die Werke des Schöpfers um der Theologie willen. Die Natur war für ihn ein überzeugender Beweis für die Existenz eines höchsten Wesens, denn wie anders konnte man sonst die Harmonie und Zweckmäßigkeit der Schöpfung erklären? Dies rechtfertigte das Studium der Natur als eine angemessene Betätigung für einen Gläubigen des 17. Jahrhunderts. Der Geist der Naturtheologie hatte selbst noch auf so späte Autoren wie Leibniz, Linnaeus und Herder sowie auf die englische Naturwissenschaft bis in die Mitte des 19. Jahrhunderts hinein einen dominierenden Einfluß. Die völlige Beherrschung aller wissenschaftlichen Tätigkeit und allen wissenschaftlichen Denkens durch die Vorstellungen der Naturtheologie ist von den Wissenschaftshistorikern seit langem verstanden worden; es liegt eine beträchtliche Reihe kluger Abhandlungen darüber vor.

Die Mechanisierung des Weltbildes stürzte den gottesfürchtigen Christen in ein schweres Dilemma. Bekannte er sich zu den Behauptungen der Physiker, so mußte er annehmen, die Welt sei zu einem einzigen Zeitpunkt geschaffen und zur gleichen Zeit seien auch Naturgesetze („sekundäre Ursachen“) aufgestellt worden, die später lediglich ein Minimum an göttlichen Eingriffen erforderlich machten. Die Aufgabe des „Naturphilosophen“ lag darin, die unmittelbaren Ursachen zu erforschen, in denen diese göttlichen Gesetze sich manifestierten. Diese Auslegung paßte zwar recht gut zu den Erscheinungen der physikalischen Welt, aber die Erscheinungen der Welt des Lebendigen standen völlig im Widerspruch dazu, beobachtete man hier doch eine derartige Vielfalt individueller Handlungen und Wechselwirkungen, daß es absolut unvorstellbar war, sie mit einer begrenzten Zahl grundlegender Gesetze erklären zu wollen. Alles in der lebendigen Welt schien so unvorhersagbar, so besonders, so einzigartig, daß der beobachtende Naturforscher sich genötigt sah, zur Erklärung jeder Einzelheit im Leben jedes Individuums aller Lebewesen zurückzugreifen auf den Schöpfer, sein Denken und sein Handeln. Dies schien jedoch ebenso undenkbar, da, wie einer der Kommentatoren bemerkte, ein Herrscher zwar seine Arbeiter überwacht, aber nicht selbst alle Aufgaben eines Arbeiters erfüllt. Somit schien keine der Alternativen akzeptabel zu sein. Die folgenden zweihundert Jahre waren von Versuchen und Bemühungen erfüllt, diesem Dilemma zu entgehen; doch im Rahmen des Schöpfungsdogmas gab es keine Lösung. Die zwei philosophischen Schulen bestanden daher weiter: Die Vertreter der exakten Wissenschaften sahen in Gott die Macht, die zum Zeitpunkt der Schöpfung die alle Vorgänge dieser Welt regelnden Gesetze aufgestellt hatte. Anders jene gottesfürchtigen Naturforscher, deren Studium die lebendige Natur war: in ihren Augen waren die Gesetze von Newton und Galilei für die Erscheinungen der Vielfalt und der Anpassungen bedeu-

tungslos. Sie sahen vielmehr die Hand Gottes sogar in dem kleinsten Aspekt der Anpassung oder Vielfalt. John Rays *The Wisdom of God Manifested in the Works of Creation* (1691) ist nicht nur ein eindringlicher Gottesbeweis aus der Zweckmäßigkeit der Natur, sondern auch eine sehr zuverlässige Naturgeschichte, ja man könnte sagen, eins der ersten ökologischen Werke überhaupt. Die Schriften der Naturtheologen waren wegen der ausgezeichneten Qualität der ihnen zugrundeliegenden Beobachtungen weit verbreitet und trugen viel zur Verbreitung des Studiums der Naturgeschichte bei. Die Naturtheologie war eine notwendige Entwicklung, da in einer statischen, „erschaffenen“ Welt Zweckmäßigkeit die einzige mögliche Erklärung für die Anpassung war. Jede neue Entdeckung in diesen Anfängen der Naturgeschichte war Wasser auf die Mühle der Naturtheologie. Insbesondere das scheinbar idyllische Leben der Eingeborenen in den Tropen wurde als Beweis für die Existenz eines göttlichen Planes angesehen. Die Entdeckung der Wimpertierchen und Hohltiere (Zoophyten) schien zu bestätigen, daß alle Lebewesen Glieder einer großen Kette waren und der Mensch die Krone der Schöpfung. Aber die Stunde des Triumphs der Naturtheologie war kurz. Wurde sie in einem großen Teil von Buffons Werken nur implizite in Frage gestellt, so war die Kritik in Humes *Dialogues* (1779) über die Naturreligion und in Kants *Kritik der Urteilskraft* (1790) klar und unmißverständlich.

Die Evolutionsbiologie profitierte beträchtlich von der Naturtheologie. Das klingt paradox, wenn man bedenkt, daß die Evolution vor 1859 kaum Beachtung fand, und doch ist es wahr, wenn auch nur indirekt. Die Naturtheologie stellte Fragen nach der Weisheit des Schöpfers und die sinnvolle Weise, in der er alle Lebewesen zueinander und an ihre jeweilige Umwelt angepaßt hatte. Sie führte zu den fruchtbaren Studien von Reimarus und Kirby über tierische Instinkte und zu C. K. Sprengels Entdeckung der wechselseitigen Anpassungen der Blüten an die Bestäubung durch Insekten. Von Ray und Derham, über Paley bis zu den Autoren der Bridgewater-Abhandlungen und vielen ihrer Zeitgenossen, beschrieben alle Naturtheologen das, was wir heute Anpassungen nennen würden. Würde man in den erklärenden Systemen überall „Hand des Schöpfers“ durch „natürliche Auslese“ ersetzen, so könnte man den Großteil der naturtheologischen Literatur über lebende Organismen fast unverändert in die Evolutionsbiologie übernehmen. Niemand kann bestreiten, daß die Naturtheologie ein beachtenswert reiches und solides Fundament für die Evolutionsbiologie legte und daß erst zu Darwins Zeit wieder mit ebenso viel Eifer Studien über Anpassungen betrieben wurden, wie es die Naturtheologen getan hatten.

Die Naturtheologie vermittelt eine äußerst optimistische Weltsicht. Doch viele Geschehnisse in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts zerstörten diesen grenzenlosen Optimismus, angefangen mit dem Erdbeben von Lissabon, den Schrecken der französischen Revolution und der Einsicht in die Unerbittlichkeit des Kampfes ums Dasein. Die Herrschaft der Naturtheologie über das Denken des abendländischen Menschen endete in Frankreich und Deutschland vor dem Ende des 18. Jahrhunderts. Bemerkenswert anders war die Entwicklung in England: Hier erreichte die Naturtheologie in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts eine neue Blüte. Paleys *Natural Theology* (1802) und die *Bridgewater Abhandlungen* (1832–1840) trugen den teleologischen Gottesbeweis noch einmal mit allem Nachdruck vor. Die führenden englischen Paläontologen und Biologen der Epoche waren Naturtheologen, unter ihnen Charles Lyell und andere Freunde Darwins. Diese Tatsache erklärt zum großen Teil das geistige Gerüst von Darwins *Origin of Species* (s. Kap. 9).

Leben und Fortpflanzung

Das Studium der Lebewesen, mit Ausnahme der Naturgeschichte, wurde von der Renaissance bis zum 19. Jahrhundert weitgehend von Medizinern betrieben. Sogar die großen Botaniker (außer Ray) hatten eine medizinische Ausbildung. Ihr Anliegen war natürlich in erster Linie das Funktionieren des gesunden oder kranken Körpers, und zweitens das Problem der „Fortpflanzung“, d. h. das Entstehen neuer Lebewesen. Etwa zu Beginn des 18. Jahrhunderts wurde es Aufgabe der Physiologie, einen Kompromiß zwischen den zunehmend radikalen mechanistischen und den entgegengesetzten vitalistischen Extremen zu finden. Albrecht von Haller (1707–1777) gab der Physiologie eine neue Richtung. Er kehrte zur empirischen Tradition von Harvey und den Anhängern der Vivisektion zurück und versuchte in zahllosen Tierversuchen die Funktion verschiedener Organe zu bestimmen. Zwar fand er keinen Beweis für eine die physiologischen Funktionen lenkende „Seele“, doch überzeugten ihn seine Experimente, daß die Strukturen des lebendigen Körpers bestimmte Eigenschaften (wie Reizbarkeit) besitzen, die in der unbelebten Natur nicht zu finden sind.

Trotz Hallers ausgewogener Schlußfolgerungen schwang das Pendel bis ins erste Viertel des 20. Jahrhunderts weiter zwischen Vitalismus und Mechanismus hin und her; beide Extreme bekämpften sich weiter gegenseitig. Der Vitalismus wurde z. B. von der Montpellierrischen Schule (Bordeu, Barthez) verfochten, von den deutschen Naturphilosophen, von Bichat und Claude Bernard, wie auch von Driesch; Ludwig, Du Bois-Reymond, Julius Sachs und Jacques Loeb vertraten dagegen einen kompromißlosen Mechanismus. Man kann vermutlich zu recht sagen, daß diese Kontroverse erst beigelegt wurde, als man erkannt hatte, daß alle Entwicklungs- und Lebensvorgänge von genetischen Programmen gesteuert werden.

Kehren wir zum 17. und 18. Jahrhundert zurück: Die zweite große Kontroverse betraf das Wesen der Entwicklung. Es galt, die Frage zu beantworten, wie sich das „amorphe“ Froschei in einen ausgewachsenen Frosch und ein Fischei in einen Fisch entwickeln könne. Die Vertreter der *Präformationstheorie* glaubten, es gäbe etwas Vorgeformtes in dem Ei, das dafür verantwortlich sei, daß aus dem Ei eines Grasfrosches ein Grasfrosch und aus dem einer Forelle eine Forelle werde. Die extremen Vertreter der präformistischen Schule postulierten eine Präexistenz; sie meinten, auf irgendeine Weise sei ein Miniaturerwachsener (Homunkulus) in dem Ei (oder in dem Spermatozoon) eingeschlossen, eine unglückliche Annahme, deren Absurdität sich leicht nachweisen ließ. Ihre Gegner vertraten die These der *Epigenese*, also der allmählichen Differenzierung eines völlig amorphen Eis in die Organe des erwachsenen Lebewesens; das war kaum überzeugender, denn es erklärte die Artspezifizität der Entwicklung nicht, es sei denn, man zog Vitalkräfte zur Erklärung heran. Die Epigenetiker waren die führenden Vertreter des Vitalismus. Wie so häufig in der Geschichte der Biologie, gewann am Ende keine der sich widersprechenden Theorien die Oberhand, vielmehr setzte sich eine Mischung ausgewählter Elemente aus beiden durch. Die Epigenetiker hatten recht mit ihrer Aussage, das Ei sei zu Beginn im wesentlichen undifferenziert, und die Präformisten hatten recht damit, daß seine Entwicklung von etwas Vorgeformtem gesteuert wird, was heute als das genetische Programm erkannt ist. Beteiligt an dieser Kontroverse waren außer Haller Bonnet, Spallanzani und C. F. Wolff (Roe, 1981).

Die Biologie in der Zeit der Aufklärung

Wie schon das Wort „Aufklärung“ besagt, war das 18. Jahrhundert, von Buffon, Voltaire und Rousseau bis zu Diderot, Condillac, Helvetius und Condorcet, eine geistig befreiende Periode. Die vorherrschende Form der Religion war der Deismus. Der aufgeklärte Deist gestand zwar die Existenz Gottes zu, doch konnte er keinen Beweis dafür finden, daß Gott die Welt zum Nutzen des Menschen geschaffen hatte. Sein Gott war die höchste Intelligenz, der Schöpfer der Welt und ihrer universalen Ordnung, der Verkünder allgemeiner und unwandelbarer Gesetze. Es war ein ferner Gott, fern vom Menschen, um den er sich wenig kümmerte. Vom Deismus über den Agnostizismus bis zum völligen Atheismus war es nur noch ein kleiner Schritt, und viele Denker taten diesen Schritt.

Die Aufklärung war eine Zeit, in der jedes bis dahin gültige Dogma, ob theologischer, philosophischer oder wissenschaftlicher Art, in Frage gestellt wurde. Allerdings sollte uns die Verfolgung der Philosophen durch die französische Regierung („den König“) die Augen dafür öffnen, daß viele der Lehren der Philosophen nicht nur philosophische, sondern auch politische Konsequenzen hatten.

Condorcets Lehre von der Gleichheit aller, zum Beispiel, war eine Rebellion gegen die Klassenprivilegien (Feudalismus) und ließ biologische Aspekte völlig außer acht. Sie erkannte lediglich drei Arten von Ungleichheit an, Reichtum, sozialen Status und Bildung, leugnete jedoch Unterschiede in der natürlichen Begabung. Nach Condorcets Überzeugung ließ sich völlige Gleichheit erreichen, sobald die Gleichheit von Reichtum, Status und Erziehung erreicht worden sei. Eine Vorstellung wie natürliche Auslese oder sogar Evolution konnte für jemanden, der sich einem derart kompromißlosen Gleichheitsgedanken verschrieben hatte, keinen Sinn haben.

Man darf allerdings nicht vergessen, daß die Aufklärung keine homogene Bewegung war. Es gab fast ebenso viel verschiedene Ansichten, wie es Philosophen gab.

Paris von Buffon bis zu Cuvier

Die Geschichte der Biologie ist reich an Episoden, in denen ein Zentrum der Forschung wie ein Meteor aufstieg. Die norditalienischen Universitäten im 16. und 17. Jahrhundert sind ein Beispiel, die deutschen Universitäten in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhundert ein anderes, und Paris von Buffon (1749) bis Cuvier (1832) ein drittes. Über die Beiträge der Hauptfiguren dieser Galaxis Pariser Sterne wird in späteren Kapiteln zu sprechen sein, an dieser Stelle aber müssen wir einen Namen herausgreifen, den von Lamarck (1744–1829), denn sein Vorschlag einer Evolutionslehre (zum ersten Mal in seinen *Discours*, 1800 formuliert) bedeutete ein drastisches Abwenden von der Tradition.

Man sagt oft, nur junge Leute hätten revolutionäre neue Ideen, Lamarck war jedoch über fünfzig Jahre alt, als er seine heterodoxen Vorstellungen entwickelte. Seine geologischen Studien hatten ihn davon überzeugt, daß die Erde sehr alt war und daß sich die Bedingungen auf ihr beständig veränderten. Er war sich voll und ganz bewußt, daß die Organismen an ihre Umwelt angepaßt sind; daher mußte er folgern, daß sie sich verändern müssen, um ihre Anpassung an die in ständigem Wechsel begriffene Welt beizubehalten. Sein Vergleich fossiler Mollusken in den verschiedenen Schichten des Tertiärs

und bis zur Gegenwart bestätigte seine Überlegungen. Das führte (1809) Lamarck zu seiner Theorie der Umbildung; sie postulierte einen den Organismen innewohnenden Trieb zur Vervollkommnung und eine Fähigkeit zur Anpassung an die Anforderungen der Umwelt. Nahezu alle seine Bemühungen blieben jedoch erfolglos, vor allem, weil er in herkömmlichen Vorstellungen (wie der einer Vererbung erworbener Eigenschaften) befangen war. Lamarck, von Cuvier auf das heftigste angegriffen, beeindruckte dennoch viele seiner Leser, unter ihnen Chambers, den Autor der *Vestiges* (1844). Trotz aller entgegengesetzter Beteuerungen war Lamarck zweifellos ein Wegbereiter Darwins. Seine Beiträge zur Botanik und zum biologischen Wissen sowie zur Klassifikation der Wirbellosen hätte Lamarck auch ohne seine Evolutionstheorie einen ehrenhaften Rang in der Geschichte der Biologie gesichert.

Man schreibt Lamarck gelegentlich das Verdienst zu, mit seiner Theorie der Evolution (1800; 1809) und dadurch, daß er im Jahre 1802 das Wort „Biologie“ prägte (das unabhängig davon im Jahr 1800 von Burdach und 1802 von Treviranus vorgeschlagen worden war), eine neue Ära der Biologie eingeleitet zu haben. Ein umfassender Blick auf die Biologie bestätigt dies nicht. Lamarcks Evolutionstheorie hatte außerordentlich wenig Einfluß, und das Prägen des Wortes „Biologie“ allein schuf noch keine *Wissenschaft* der Biologie. Trotz Lamarcks großartiger Schemata (Grassé, 1940) und des Werks einiger Naturphilosophen in Deutschland, gab es zu Beginn des 19. Jahrhunderts tatsächlich noch keine Biologie. Die noch zu schaffende Biologie warf lediglich ihre Schatten voraus. Was es tatsächlich gab, war die Naturgeschichte und die medizinische Physiologie. Zu einer Einheit wurde die Biologie erst, als die Evolutionsbiologie entstanden und Disziplinen wie die Zytologie entwickelt waren.

Lamarcks großer Gegenspieler war Cuvier (1769–1832), dessen Beiträge zur Wissenschaft fast zu zahlreich sind, um aufgezählt zu werden. Er begründete zweifellos die Paläontologie, und seine Analyse der Wirbeltierfaunen des Pariser Beckens war ein ebenso wichtiger Beitrag zur Stratigraphie wie die Arbeit William Smiths in England. Cuviers bedeutende Studien in der vergleichenden Anatomie und seine Absage an die *scala naturae* sind bereits erwähnt worden. Als E. Geoffroy Saint-Hilaire die Idee eines einheitlichen Plans im gesamten Tierreich erneut aufleben lassen wollte, widerlegte Cuvier diese Behauptungen in vernichtender Weise. Der sogenannte Akademie-Disput (1831) mit Geoffroy Saint-Hilaire war nicht eine Debatte über Evolution, wie gelegentlich behauptet wird, sondern drehte sich um die Frage, ob sich die Baupläne aller Tiere auf einen einzigen Archetypus reduzieren lassen oder nicht.

Cuvier hatte einen gewaltigen Einfluß auf seine Zeit, einen guten und einen schlechten. Er förderte die Forschung in der vergleichenden Anatomie (vielleicht mehr in Deutschland als in Frankreich) und in der Paläontologie, doch drückte er auch Generationen von französischen Biologen seine konservative Gesinnungsart auf. Das hatte unter anderem zur Folge, daß die Evolution trotz Lamarcks in Frankreich langsamer akzeptiert wurde als in jedem anderen wissenschaftlich aktiven europäischen Land. Cuvier spielte in der Geschichte der Evolutionslehre eine bemerkenswert paradoxe Rolle. Er bekämpfte sie in ihrem Exponenten, Lamarck, mit all der Kraft seines Wissens und seiner Logik, andererseits gehörten jedoch seine eigenen Forschungsarbeiten auf dem Gebiet der vergleichenden Anatomie, der Systematik und der Paläontologie mit zu dem besten Beweismaterial für die späteren Verfechter der Evolutionstheorie.

Der Aufstieg der Wissenschaft vom 17. bis zum 19. Jahrhundert

Vieles geschah in diesen drei Jahrhunderten, aber häufig ist es unmöglich zu unterscheiden, was Ursache und was Effekt war. Die Reisen der lateinisch sprechenden Gelehrten von Land zu Land, die für das späte Mittelalter und die Renaissance charakteristisch gewesen waren, nahmen in auffallender Weise ab und damit die Verbreitung der lateinischen Sprache. Infolgedessen wuchs der Nationalismus in der Wissenschaft, unterstützt von der Verwendung nationaler Sprachen in der gelehrten Literatur. Immer seltener nahm man auf Werke ausländischer Literatur Bezug. Dieser Provinzialismus erreichte seinen Höhepunkt im 19. Jahrhundert, mit dem Resultat, daß jedes Land sein eigenes intellektuelles und geistiges Milieu besaß.

Vermutlich gab es keine andere Ära in der abendländischen Geschichte, in der der Zeitgeist in den einzelnen Nationen so unterschiedlich war wie in der Zeitspanne von 1790 bis 1860. In England dominierte der Empirizismus. Er baute auf einer (nominalistischen) Tradition auf, die auf William von Ockham zurückging, wurde in erster Linie von John Locke entwickelt und von den Chemikern des 18. Jahrhunderts, Hale, Black, Cavendish und Priestley, übernommen. Frankreich erlebte die Schrecken der Revolution und dann nach der Wiedererrichtung der Monarchie eine reaktionäre Restauration. Zwar spielten weder die Naturtheologie noch die Kirche eine Rolle, doch war die Grundhaltung, in der Biologie durch Cuvier bestimmt, konservativ. In Deutschland war die Stimmung dagegen völlig anders. Hier war ein Land, das nach den schlimmen Heimsuchungen und Entbehrungen des 17. und 18. Jahrhunderts auf dem Wege zu sich selbst war, und der neue Geist drückte sich in großem Enthusiasmus aus, zuerst für die klassische Antike, dann für romantische Bewegungen, und kulminierte schließlich in der Naturphilosophie eines Schelling, Oken und Carus. Wie in Frankreich, so spielte auch in Deutschland die Naturtheologie nach etwa 1780 keine Rolle mehr. In England geschah jedoch das Gegenteil: hier war die Naturtheologie die absolut beherrschende Geistesrichtung. Die Naturwissenschaft, insbesondere die Biologie, wurde vernachlässigt und befand sich fast völlig in der Hand von Amateuren, wenn nicht Dilettanten. Dies ist der Hintergrund, vor dem das Entstehen des Darwinismus zu sehen ist.

Die Professionalisierung der Wissenschaft bildete sich in Frankreich nach der Revolution von 1789 heraus und etwa zur gleichen Zeit auch in Deutschland (allerdings ist mir keine ausführliche Analyse dieser Frage bekannt, siehe Mendelsohn, 1964), in England aber verzögerte sie sich bis etwa in die Mitte des 19. Jahrhunderts. Die heute allgemein gültige Vorstellung von der Wissenschaft und ihrer Ausübung entstand weitgehend an den deutschen Universitäten. Hier wurden in den dreißiger Jahren des 19. Jahrhunderts die ersten Laboratorien für Unterrichtszwecke errichtet (die von Purkinje, Liebig und Leuckart). Die deutschen Universitäten des 19. Jahrhunderts widmeten sich mehr als die irgendeines anderen Landes der Forschung und Lehre. Niemand sah einen Widerspruch zwischen reiner Wissenschaft und nützlichem Wissen. Das Universitätssystem in Deutschland hatte eine bemerkenswerte Ähnlichkeit mit dem Lehrlingssystem in den handwerklichen Berufen. Es spornte zu vortrefflicher Arbeit und Leistung an.

Als die Wissenschaft in den Vereinigten Staaten zu blühen begann und „graduate schools“ an den Universitäten errichtet wurden, wurde überwiegend das System der deutschen Universität übernommen. In den letzten Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts begannen die Gelehrten erneut zu reisen, sich zwischen den Ländern zu bewegen; die meeresbiologische Station in Neapel wurde ein wichtiger Anziehungspunkt. Die Wissen-

schaft wurde wieder einmal international. Diese Tatsache hatte (nebenbei bemerkt) einen starken Einfluß auf die Entwicklung der experimentellen Biologie in den Vereinigten Staaten (Allen, 1960).

Noch ein Wort zur geographischen Situation. Nahezu alle wichtigen Beiträge, die vom 15. Jahrhundert bis zum Ende des 19. Jahrhunderts zum Fortschritt der Biologie geleistet wurden, kamen aus nur sechs oder sieben Ländern. Der Mittelpunkt war zunächst Italien, danach verlagerte er sich in die Schweiz, dann nach Frankreich und in die Niederlande, später nach Schweden und schließlich nach Deutschland und England. Die Gelehrten bewegten sich ungehindert von einem Land ins andere, und die Gründe für die vorübergehende Vorherrschaft des einen oder anderen Landes waren in erster Linie wirtschaftlicher und soziologischer Art. Einer der Gründe für den Primat Deutschlands in der Biologie im 19. Jahrhundert war die frühe Errichtung von Lehrstühlen für Zoologie, Botanik und Physiologie an den deutschen Universitäten. Zu einer Zeit, als Richard Owen wohl der einzige berufsmäßige Biologe in England war (die gesamte Lehre war in der Hand entweder von Geistlichen oder von Ärzten), waren Zoologie und Botanik in Deutschland bereits zu Berufen geworden.

Das Wesen der wissenschaftlichen Veröffentlichung

Bis weit in das 19. Jahrhundert hinein entwickelte sich die Wissenschaft in recht gemächlichem Tempo. In vielen Disziplinen und Unterdisziplinen gab es zu jeder Zeit jeweils nur einen einzigen Fachmann. So wenige arbeiteten in den verschiedenen Zweigen der Biologie, daß Darwin meinte, er könne es sich leisten, 20 Jahre zu warten, bevor er seine Theorie der natürlichen Auslese veröffentlichte. Er war wie vom Donner gerührt, als jemand anders (A. R. Wallace) dieselbe Idee hatte wie er. Als mit der Einrichtung von Lehrstühlen für verschiedene Zweige der Biologie an zahlreichen Universitäten die Professionalisierung der Biologie begann und jeder Professor zahlreiche junge Spezialisten heranbildete, setzte eine exponentielle Beschleunigung in der Rate der wissenschaftlichen Produktion ein.

Die zahlenmäßige Zunahme an Fachleuten hatte zur Folge, daß sich das Wesen der biologischen Veröffentlichung änderte. Wie Julius Sachs in seiner Geschichte der Botanik zeigte, fand dieser Wandel in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts statt. Die großen Werke, die für das 18. Jahrhundert charakteristisch gewesen waren, wie Buffons *Histoire naturelle* oder Linnaeus' *Systema Naturae*, wurden nunmehr nicht nur durch kürzere Monographien ergänzt, sondern auch – und das ist wichtiger – durch kurze Zeitschriftenartikel. Damit entstand ein Bedürfnis nach vielen neuen Zeitschriften. Bis 1830 hatte es neben allgemeinen Veröffentlichungen wie die *Göttinger Wissenschaftliche Nachrichten* nur die Veröffentlichungen der Royal Society, der französischen Akademie und anderen Akademien gegeben. Nun begannen spezielle Gesellschaften wie die Zoological Society, die Linnean Society und die Geological Society of London mit Publikationen. Unabhängige Zeitschriften entstanden, etwa die *Annals and Magazine*, *American Journal of Science*, *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* und *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*. Es fehlt immer noch eine Geschichte der biologischen Zeitschriften; daß diese jedoch eine wichtige Rolle in der Entwicklung der Biologie spielten, steht außer Frage.

In dem Maße, wie sich die Biologie in der jüngeren Zeit immer stärker spezialisierte, wurden *Chromosoma*, *Evolution*, *Ecology* und die *Zeitschrift für Tierpsychologie* (um wie-

der nur ein paar zufällig herausgegriffene Beispiele zu nennen) zu Sammelpunkten neu entstehender Untergebiete. Wir sind heute so weit, daß in wenigen Jahrzehnten mehr Artikel (und Seiten) veröffentlicht werden als in der gesamten vorangehenden Geschichte der Biologie. Dies hat eine enorme Erweiterung und Vertiefung der Biologie zur Folge, doch wenn wir versuchen wollten, eine Liste der zehn fundamentalsten Probleme der Biologie aufzustellen, so würden wir wahrscheinlich feststellen, daß die meisten von ihnen schon vor mindestens 50 oder 100 Jahren zum ersten Mal aufgeworfen wurden. Selbst wenn der Historiker nicht jede Frage oder jede Kontroverse bis in unser Jahrzehnt (1980) hinein verfolgen kann, so kann er gewiß eine Grundlage schaffen, von der aus es leichter ist zu verstehen, was gegenwärtig getan wird.

Trennende Entwicklungen im 19. Jahrhundert

Die Entwicklung der vergleichenden Methode gegen Ende des 18. Jahrhunderts bot zum ersten Mal eine ausgezeichnete Gelegenheit zum Zusammenschluß der Biologie, zum Brückenschlag zwischen Naturbeobachtern und Anatomen/Physiologen. Cuviers Betonung der Funktion verstärkte diese Bindung noch. Aber nur wenige Biologen ergriffen die Gelegenheit, niemand so sehr wie Johannes Müller (1800–1858), der in den dreißiger Jahren des 19. Jahrhunderts von der reinen Physiologie auf vergleichende Embryologie und Morphologie der Wirbellosen umstieg. Müllers eigene Schüler vertieften die Spaltung in der Biologie durch ihr aggressives Eintreten für eine physikalistisch-reduktionistische Methode bei der Erforschung des Lebens, die ungeeignet war für die Untersuchung der Phänomene, an denen die Naturbeobachter interessiert waren. Von den vierziger Jahren des 19. Jahrhunderts an fehlte es, mehr denn je, an Kommunikation zwischen Naturbeobachtern und Physiologen, oder wie man es nach 1859 nennen konnte, zwischen den Erforschern der evolutionären (letzten) und denen der physiologischen (unmittelbaren) Ursachen. In mehrfacher Hinsicht war diese Polarität nur eine Fortsetzung des alten Konflikts zwischen den Kräuterkundlern/Naturbeobachtern und den Ärzten/Physiologen des 16. Jahrhunderts, nur daß die Konfliktpunkte und Interessenunterschiede nunmehr weitaus präziser definiert waren, vor allem nach 1859. Nun standen zwei gut umrissene Biologien, die Evolutionsbiologie und die funktionale Biologie, nebeneinander. Sie wetteiferten miteinander um Talente und Mittel, und sie stürzten sich in eine Kontroverse nach der anderen, die aus der Schwierigkeit entstanden, den Blickwinkel des Gegners zu verstehen.

Einige Wissenschaftshistoriker unterscheiden gern zwischen verschiedenen Perioden mit jeweils einem einzigen beherrschenden Paradigma (Kuhn), *episteme* (Foucault) oder einer einzigen dominierenden Forschungstradition. Diese Auffassung paßt jedoch nicht auf die Situation in der Biologie. Seit der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts findet man immer häufiger selbst innerhalb einer biologischen Disziplin oder Fachrichtung zwei nebeneinander existierende scheinbar unvereinbare Paradigmen, wie Präformation und Epigenese, Mechanismus und Vitalismus, Iatrophysik und Iatrochemie, Deismus und Naturtheologie, oder Katastrophentheorie und Uniformitarismus, um nur einige der zahlreichen Polaritäten zu erwähnen. Das erschwert die Interpretation erheblich. Wie läßt sich vor dem Hintergrund des gesamten intellektuellen, kulturellen und geistigen Kontextes, vor dem Hintergrund des Zeitgeists der Epoche, erklären, daß sich zwei diametral entgegengesetzte Weltbilder herausgebildet und erhalten haben?

Der Geschichtsschreiber sieht sich jedoch mit noch zwei weiteren Problemen konfrontiert. Die verschiedenen Kontroversen, von denen ich gerade einige aufgezählt habe, fallen nicht zeitlich zusammen und sie enden jeweils (was auch immer zu ihrem Abschluß geführt haben mag) in verschiedenen Perioden. Noch schlimmer: Wie ich bereits gezeigt habe, ist die Abfolge der Ereignisse in den einzelnen Ländern oft sehr unterschiedlich. Die Naturphilosophie war (mit Ausnahme von E. Geoffroy Saint-Hilaire, dem Quinarianismus, Richard Owen) weitgehend auf Deutschland beschränkt; die Naturtheologie beherrschte die britische Wissenschaft in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts, hatte aber bereits im 18. Jahrhundert in Frankreich und Deutschland ausgespielt. Foucaults Ideal, den Fortschritt der Wissenschaft (und ihres Milieus) als eine Reihe aufeinanderfolgender *epistemes* darzustellen, findet man in der realen Welt mit Sicherheit nicht.

Was wir stattdessen vorfinden, sind zwei Gruppen von Erscheinungen. Erstens allmähliche Veränderung der Struktur, Institutionalisierung und normative Aspekte dessen, was wir jetzt Wissenschaft nennen, und zweitens, einige genau umrissene Perioden in einzelnen Zweigen der Wissenschaft. Das Beste, was ich tun kann, ist also, eine bedauernswert unzusammenhängende Auswahl von in groben Zügen gezeichneten Skizzen der Fortschritte in verschiedenen biologischen Disziplinen zu geben. Aufgrund weiterer Forschung werden zweifellos Aussagen darüber möglich sein, ob und in welchem Ausmaß Verbindungen bestanden haben zwischen den Ereignissen in den verschiedenen Zweigen der Biologie und welche Zusammenhänge (wenn überhaupt) zwischen den wissenschaftlichen Fortschritten und dem allgemeinen geistigen und gesellschaftlichen Milieu bestehen. Diese Zusammenhänge sind in meiner Darstellung bedauerlich zu kurz gekommen. Die beiden Zweige der Biologie, die Mitte des 19. Jahrhunderts am besten definiert waren, waren die physiologische Biologie und die Evolutionsbiologie. Ich werde mich zuerst mit ihnen befassen, bevor ich mich späteren Entwicklungen zuwende.

Die Physiologie reift heran

In keinem anderen Bereich der Biologie hat das Pendel zwischen den gegensätzlichen Ansichten derart häufig und heftig hin- und hergeschwungen wie in der Physiologie. Extreme mechanistische Auslegungen, die die Organismen für nichts anderes als Maschinen hielten, die man aufgrund von Bewegungen und Kräften erklären konnte, und extremer Vitalismus, demzufolge die Organismen von einer empfindenden, wenn nicht sogar denkenden Seele beherrscht waren, lagen seit Descartes und Galilei bis zum Ende des 19. Jahrhunderts im Kampf miteinander.

Die physikalistische Bewegung wurde durch die populären philosophischen Schriften der drei Naturwissenschaftler Karl Vogt, Jakob Moleschott und Ludwig Büchner, die deutschen wissenschaftlichen Materialisten, erheblich gestärkt (Gregory, 1977). Ihrem Namen zum Trotz waren sie echte Idealisten, aber ebenso echte Atheisten. Mit ihrem unerschütterlichen Widerstand gegen Vitalismus, Offenbarungsglauben und jede Art nicht-materialistischer Erklärung, dienten sie als Wächter der Physiologie, die erbarungslos jede nicht physikalisch-chemische Auslegung attackierten.

Für das Entstehen eines rabiaten reduktionistischen Physikalismus in der Physiologie Mitte des 19. Jahrhunderts gab es zwei Gründe: Zum einen rief die immer noch weitverbreitete Macht des Vitalismus eine berechtigte Opposition auf den Plan. Der zweite

Grund war das enorme Ansehen der Physik zu jener Zeit, das die Physiologen auf sich ausdehnen konnten, indem sie einen kompromißlosen Physikalismus und „mechanische“ Erklärungen übernahmen. Helmholtz war einer der Exponenten dieser Bemühungen und er schlug 1869 auf dem Innsbrucker Treffen der deutschen Naturforscher das Motto vor: „Endziel der Naturwissenschaften ist, die allen anderen Veränderungen zugrundeliegenden Bewegungen und deren Triebkräfte zu finden, also sie in Mechanik aufzulösen.“

In der Tat ist eine derartige Reduktion häufig in jenen Bereichen der Biologie möglich, die sich mit unmittelbaren Ursachen befassen, und der Versuch einer solchen Analyse ist in der Regel sogar dann heuristisch, wenn er keinen Erfolg hat. Das hohe Ansehen dieser Reduktion hatte jedoch zur Folge, daß sie auf viele biologische Probleme angewandt wurde, insbesondere in der Evolutionsbiologie, wo diese Methodik ganz und gar ungeeignet ist. Helmholtz pendelte zwischen Physik und Biologie hin und her, was er konnte, weil alle physiologischen Prozesse letzten Endes chemische oder physikalische Vorgänge sind. Doch sein elegantes Konzept wurde nur allzu leicht auch auf solche Zweige der Biologie angewandt, für die es nicht geeignet war. Haeckel (1866) setzt sich im Vorwort zu seinem Werk *Generelle Morphologie* die Aufgabe, die Wissenschaft von den Organismen „durch mechanisch-kausale Begründung“ auf das Niveau der anorganischen Wissenschaften zu heben. Nägeli nennt seine große Abhandlung über die Evolution die *Mechanisch-Physiologische Theorie der Abstammungslehre* (1884), und ungefähr zur gleichen Zeit benennt Roux die Embryologie um in „Entwicklungsmechanik“.

All diese Bemühungen hatten zwei große Schwächen. Erstens wurden die Ausdrücke „mechanistisch“ oder „mechanisch“ selten deutlich definiert, und bedeuteten zuweilen, z. B. bei Untersuchungen der funktionalen Morphologie, „mechanisch“ in wörtlicher Bedeutung, manchmal dagegen einfach das Gegenteil von übernatürlich. Die zweite Schwäche war die, daß die Verfechter der mechanistischen Philosophie niemals zwischen unmittelbaren und letzten Ursachen unterschieden und daher nicht erkannten, daß die mechanistische Methode zwar beim Studium unmittelbarer Ursachen unerlässlich, bei der Analyse evolutionärer Ursachen jedoch in der Regel bedeutungslos ist.

Die Methodik der Physiologie machte im 19. Jahrhundert drastische Veränderungen durch. Dazu gehörte auch eine Anwendung sehr viel feinerer physikalischer Methoden, insbesondere durch Helmholtz und Ludwig, und, in noch stärkerem Maße, eine zunehmende Anwendung chemischer Methoden. Jeder Körpervorgang und die Funktion jedes Organs und jeder Drüse wurden von einem ganzen Heer zoologisch und chemisch ausgerichteter Physiologen getrennt erforscht. Im großen und ganzen wurde die menschliche Physiologie in eigenen Laboratorien erforscht, also nicht in Labortorien, in denen man sich mit Tier- oder Pflanzenphysiologie befaßte, obgleich sich die Erforscher der menschlichen Physiologie ausgiebig der Tierexperimente (einschließlich der Vivisektion) bedienten. Die Veröffentlichung von Darwins *Origin of Species* im Jahre 1859 rief hier kaum ein Echo hervor, war doch die Erklärung in der Physiologie eine Erklärung beschränkt auf unmittelbare Ursachen.

Der Darwinismus

Die Evolutionsidee starb nicht mit dem Tode Lamarcks im Jahre 1829. In Deutschland blieb sie eine beliebte Vorstellung der *Naturphilosophen* und einiger Zoologen und Botaniker wie Schaaffhausen und Unger. In England war es Chambers, der sie in seinen *Vestiges* (1844) wieder zum Leben erweckte, einem Plädoyer für den Evolutionismus, das ungeachtet der heftigen Kritik seitens der Fachwissenschaftler sehr populär war. Doch die Naturtheologie und der teleologische Gottesbeweis blieben weiterhin die herrschende Philosophie, die fast von allen führenden Wissenschaftlern der Ära, einschließlich Charles Lyells, unterstützt wurde. Das ist der Hintergrund, vor dem Darwin im Jahre 1859 seine neue Theorie vorschlug.

Die Evolution besteht aus Veränderungen in der Anpassung und in der Diversität. Lamarck hatte bei seiner Theorie die Diversität faktisch ignoriert in der Annahme, daß durch Urzeugung unaufhörlich neue Arten von Organismen entstünden. Darwin dagegen wandte, angeregt durch die Lektüre von Lyells *Principles* und seine Studien über die Fauna der Galapagos-Inseln und Südamerikas, seine Aufmerksamkeit vor allem der Entstehung der Vielfalt zu, d.h. der Entstehung neuer Arten. Seine Evolutionstheorie war eine Theorie der „gemeinsamen Abstammung“, bei der letztlich alle Organismen von einigen wenigen ursprünglichen Vorfahren oder sogar von einer einzigen ersten Urform abstammen. Damit wurde der Mensch unerbittlich zu einem Bestandteil des gesamten evolutionären Stroms gemacht und der erhabenen Stellung enthoben, die ihm die Stoiker, das christliche Dogma und die kartesianische Philosophie verliehen hatten. Man kann diese Umwertung der Stellung des Menschen durch die Theorie der gemeinsamen Abstammung die erste Darwinsche Revolution nennen.

Ebenso revolutionär war Darwin in seiner Theorie über die Ursache der Evolution. Erstens lehnte er die saltationistischen Theorien der Essentialisten ab und bestand darauf, die Evolution gehe nur allmählich vor sich. Zweitens verwarf er die Lamarcksche Vorstellung, die Evolution sei durch einen automatischen inneren Trieb zur Vervollkommenung verursacht; stattdessen schlug er eine präzise und getrennte Ursache für jede einzelne evolutive Veränderung vor. Diese Kausalität war für Darwin ein Zwei-Schritte-Phänomen, wobei der erste Schritt in der kontinuierlichen Erzeugung eines unerschöpflichen Vorrats an genetischer Variation bestand. Es brachte Darwin nicht in Verlegenheit, daß er zugeben mußte, er verstünde nicht, wie eine derartige Variation zustandekäme. Er behandelte sie einfach als „unbekannte Größe“. Der zweite Schritt war das unterschiedliche Überleben und die unterschiedliche Fortpflanzung („Selektion“) einzelner Individuen aus dem Überangebot der in jeder Generation erzeugten Lebewesen einer Art. Diese natürliche Auslese war keineswegs ein „zufälliges Phänomen“, wie man Darwin häufig vorwarf, sondern ausschließlich (wenn auch in probabilistischem Sinne) durch die Wechselwirkung zwischen genetischer Ausstattung und Umweltbedingungen verursacht. Diese Theorie der evolutiven Kausalität war Darwins zweite Revolution. Er erklärte die Zweckmäßigkeit (die Harmonie der lebenden Welt) nicht teleologisch, sondern auf rein materialistische Weise und hatte damit, wie seine Gegner meinten, „Gott entthront“.

Die erste Darwinsche Revolution, die Theorie der gemeinsamen Abstammung, wurde bald von nahezu allen wohl informierten Biologen übernommen (allerdings sträubten sich einige seiner frühesten Gegner, wie Sedgwick und Agassiz, bis zu ihrem Tod dagegen). Die zweite Darwinsche Revolution, die Anerkennung seitens der Biologen der

natürlichen Auslese als dem einzigen richtunggebenden Faktor in der Evolution, kam erst mit der „Synthese der Evolutionstheorie“ (etwa 1936–1947) zum Abschluß.

Darwins Theorie der gemeinsamen Abstammung gehört zu den Theorien mit dem größten heuristischen Wert, die je vorgeschlagen worden sind. Sie veranlaßte ein ganzes Heer von Zoologen, Anatomen und Embryologen dazu, Verwandtschaften und wahrscheinliche Merkmale des angenommenen gemeinsamen Vorfahren zu bestimmen. Das war eine nahezu endlose Aufgabe, die selbst heute noch keineswegs bewältigt ist, denn es herrscht immer noch beträchtliche Unsicherheit über die nächsten Verwandten und die mutmaßlichen gemeinsamen Vorfahren vieler Hauptgruppen von Pflanzen und Tieren. Seltsamerweise beschränkte sich die vergleichende Anatomie fast ausschließlich auf die Anwendung der Darwinschen Theorie der gemeinsamen Abstammung und setzte – unbewußt, wie sich nicht leugnen läßt – die Tradition der idealistischen Morphologie fort. Kaum jemand fragte direkt nach den Ursachen der strukturellen Veränderungen in der Phylogenie. Erst in den fünfziger Jahren unseres Jahrhunderts wurde die vergleichende Morphologie bewußt zu einer evolutionären Morphologie, indem sie die Verbindung zur Ökologie und Verhaltensbiologie herstellte und durchweg Warum-Fragen zu stellen begann.

Haeckels Theorie der Rekapitulation („Biogenetisches Grundgesetz“, 1874), d. h. die Theorie, daß ein Organismus während seiner Ontogenese die morphologischen Stadien seiner Vorfahren durchläuft, hatte einen enormen Aufschwung der vergleichenden Embryologie zur Folge. Ein typisches Ergebnis dieser Art Forschung war Kovalevskys Entdeckung, daß die Seewalzen nahe Verwandte der Wirbeltiere sind, die beide zum Stamm der Chordata gehören.

Die vergleichende Embryologie stellte fast ausschließlich Fragen der Evolutionsbiologie und war daher für die Vertreter der funktionalen Biologie recht unbefriedigend. Goette, His und Roux rebellierten schließlich gegen diese Einseitigkeit und versuchten eine Embryologie zu begründen, die sich dem Studium der unmittelbaren Ursachen widmete, eine rein mechanistische, von Spekulation und Geschichte unbehinderte Embryologie. Diese neue Embryologie, von Roux bezeichnenderweise „Entwicklungsmechanik“ genannt, beherrschte diesen Zweig der Biologie von den achtziger Jahren des vorigen bis in die dreißiger Jahre unseres Jahrhunderts hinein. Sie geriet jedoch bald in Schwierigkeiten, als sich herausstellte, daß sich aus einem nach der ersten Furchung in der Mitte durchgeteilten Ei in manchen Tiergruppen zwei vollständig ausgebildete Embryonen entwickeln konnten. Welche Maschine konnte wohl normal funktionieren, wenn man sie in der Mitte durchschnitt? Dieses unerwartete Maß an Selbstregulierung veranlaßte Driesch, der dieses Experiment durchgeführt hatte, sich eine recht extreme Form des Vitalismus zu eigen zu machen und eine nicht-mechanische „Entelechie“ zu postulieren. Selbst Embryologen, die sich nicht Driesch anschlossen, neigten zu vitalistisch gefärbten Interpretationen, etwa Spemann mit seinem „Organisator“. Interessanterweise waren die Embryologen, obgleich keine Gegner des Evolutionismus, fast einstimmig gegen den Darwinismus. Aber das waren schließlich die meisten Biologen der Zeit.

Eine geringfügige Neuorientierung der europäischen Biologie erfolgte etwa um 1870. Zu dieser Zeit kamen die Schüler von J. Müllers Nachfolgern ans Ruder, gewann Darwins *Origin* an Stoßkraft, wurde die Mikroskopie zu einem eigenen Fachgebiet, begann sich die schrittweise Professionalisierung der englischen Wissenschaft bemerkbar zu machen (Thistleton-Dyer, Michael Forster) und befreite sich Frankreich allmählich

von dem Einfluß Cuviers. Die Entwicklung war allerdings in den verschiedenen Bereichen der Biologie sehr verschieden. Infolge der raschen technologischen Fortschritte im Bau von Mikroskopen und bei den Fixier- und Färbemethoden war kein Gebiet in den letzten drei Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts erfolgreicher als das Studium von Zellen und Zellkernen. In dieser Zeitspanne wurde der Vorgang der Befruchtung endlich verstanden. Weismann, Hertwig, Strasburger und Kölliker kamen 1884 zu dem Schluß, daß das genetische Material im Zellkern enthalten sein müsse. Darwin hatte seine Theorie der Pangenesis vorgeschlagen, bevor diese Kenntnis über die Zellen verfügbar war. In den nun folgenden Jahren führte die Zellforschung zur Aufstellung recht wohlgedachter genetischer Theorien, die in der detaillierten Analyse und Synthese von Weismann (1892) gipfelten. Mit Ausnahme von Nägeli (1884) und O. Hertwig postulierten alle diese Autoren eine partikuläre, d. h. an Teilchen oder Elemente, wie Mendel sagte, gebundene Vererbung; mit Ausnahme von de Vries (1889) konzentrierten sich alle auf die Entwicklungsaspekte der Vererbung. Von unserer heutigen rückblickenden Warte aus können wir feststellen, daß sie von zwei wichtigen Annahmen ausgingen, die sich seither als unrichtig erwiesen haben. Erstens setzten sie, um Differenzierung und quantitative Vererbung zu erklären, voraus, die Determinanten für ein Merkmal seien in einem Zellkern durch viele identische Partikel vertreten, die während der Zellteilung ungleich verteilt werden konnten; und zweitens glaubten sie, diese Determinanten würden sich unmittelbar in die Strukturen des sich entwickelnden Organismus verwandeln. Die erste dieser Annahmen wurde von Mendel widerlegt, die zweite von Avery und der Molekularbiologie.

Im Jahre 1900 wurden die Mendelschen Gesetze durch de Vries und Correns wiederentdeckt. Sie wiesen nach, daß jeder Elternteil lediglich eine genetische Einheit zu jedem sich aufspaltenden Merkmal beiträgt. Diese wurde später als „Gen“ bezeichnet (siehe Kapitel 16 und 17). Innerhalb von zwei Jahrzehnten hatte ein ganzes Heer von Genetikern unter der Führung von Bateson, Punnett, Cuénot, Correns, Johannsen, Castle, East, Baur und T. H. Morgan die meisten Prinzipien der Transmissionsgenetik erarbeitet. Alle Belege, die sie zusammentrugen, wiesen darauf hin, daß das genetische Material unveränderlich war, das heißt, daß die Vererbung „hart“ ist. Veränderungen im genetischen Material sind diskontinuierlich und wurden als „Mutationen“ bezeichnet. Leider benutzten de Vries und Bateson die Entdeckung der Mendelschen Vererbung als Ausgangspunkt für eine neue saltationistische Evolutionstheorie, verwarfen Darwins Vorstellung von der allmählichen Evolution und ignorierten mehr oder weniger seine Theorie der natürlichen Auslese.

Diese Interpretation der Evolution war für die Naturbeobachter unannehmbar, um so mehr, als ihr Verständnis der Natur der Arten und der geographischen Variation während der vorangegangenen fünfzig Jahre gewaltige Fortschritte gemacht hatte. Das wichtigste war, daß sie begonnen hatten, das Wesen von Populationen zu verstehen, und ein „Populationsdenken“ entwickelt hatten, demzufolge jedes Individuum in seinen Merkmalen einzigartig ist. Ihr Beweismaterial bestätigte völlig Darwins Schluß, daß die Evolution (außer in Fällen der Polyploidie) allmählich erfolgt und daß die Speziation gewöhnlich geographische Speziation ist. Leider wurde die Literatur der Taxonomen, die schließlich in der „Neuen Systematik“ ihren Höhepunkt erreichte, von den Vertretern der experimentellen Biologie ebenso ignoriert wie ein Großteil der genetischen Literatur nach 1910 von den Naturbeobachtern. Die Folge war eine beklagenswerte Kluft in der Kommunikation zwischen diesen beiden biologischen Lagern.

In den Jahren zwischen 1936 und 1947 wurden die Schwierigkeiten und Mißverständnisse schließlich überwunden: eine einheitliche Evolutionstheorie entstand, die häufig als „synthetische Theorie der Evolution“ bezeichnet wird (Mayr und Provine, 1980). Wie z.B. Dobzhansky, Timofeeff-Ressovsky, Rensch, Mayr, Huxley, Simpson und Stebbins zeigten, lassen sich die wichtigsten evolutionären Erscheinungen wie Speziation, evolutive Trends, das Entstehen evolutiver Neuheiten, und die gesamte systematische Hierarchie durch eine Synthese der in den zwanziger und dreißiger Jahren dieses Jahrhunderts herangereiften genetischen Theorie und dem Populationsdenken der Systematiker erklären. Abgesehen von einigen Akzentverschiebungen und der Tatsache, daß all die verschiedenen Mechanismen inzwischen weitaus präziser analysiert werden, ist die synthetische Evolutionstheorie das Paradigma von heute.

Die Biologie im 20. Jahrhundert

Während des gleichen Zeitraums, in dem die Evolutionstheorie verfeinert wurde, entstanden ganze neue Bereiche der Biologie. Von besonderer Bedeutung sind die Gebiete der Ethologie (vergleichende tierische Verhaltensforschung), der Ökologie und der Molekularbiologie.

Ethologie und Ökologie

Nach der (weitgehend unbeachtet gebliebenen) Pionierarbeit von Darwin (1872), Whitman (1898) und O. Heinroth (1910), verdankt das Gebiet der Ethologie seine wirkliche Entfaltung der Arbeit von Konrad Lorenz (1927 ff.) und später von Niko Tinbergen. Während die früheren Schulen der Tierpsychologie ihre Aufmerksamkeit überwiegend dem Studium der unmittelbaren Ursachen zugewandt hatten und im allgemeinen mit einer einzigen Art arbeiteten, bei der sie sich auf Lernprozesse konzentrierten, befaßten sich die Ethologen in vergleichenden Studien hauptsächlich mit der Wechselwirkung zwischen genetischem Programm und nachträglichen Erfahrungen. Ihre Untersuchungen über artspezifische Verhaltensweisen, insbesondere über die Werbung – ein weitgehend von geschlossenen Programmen gesteuertes Verhalten –, waren überaus erfolgreich. Der wissenschaftliche Streit zwischen Lorenz und von Holst einerseits und Autoren wie Schneirla und Lehrman andererseits über die Größe des genetischen Beitrags zum Verhalten war in mancherlei Hinsicht eine Wiederholung ähnlicher Meinungsdifferenzen, die bis ins 18. Jahrhundert (Reimarus kontra Condillac) und ins 19. Jahrhundert (Altum kontra A. Brehm) zurückreichten. Die Kontroversen der vierziger und fünfziger Jahre unseres Jahrhunderts auf diesem Gebiet gehören heute der Vergangenheit an. Es gibt unter den Erforschern des tierischen Verhaltens heute kaum prinzipielle Differenzen; was an Differenzen verbleibt, ist weitgehend eine Frage der Betonung.

Die Verhaltensforschung breitet sich heute hauptsächlich in zwei Richtungen aus. Auf der einen Seite verschmilzt sie mit der Neurophysiologie und Sinnesphysiologie, auf der anderen mit der Ökologie: Das artspezifische Verhalten wird unter dem Blickwinkel seiner selektiven Bedeutung in der ökologischen Nische der Art untersucht. Schließlich besteht ein großer Teil des Verhaltens in dem Austausch von Signalen, am häufigsten

zwischen Individuen der gleichen Art. Die Wissenschaft der Signale und Botschaften (Semiotik) und die Rolle der Kommunikation für die Sozialstruktur der Arten sind heute besonders aktive Forschungsgebiete.

Man schreibt dem 20. Jahrhundert gewöhnlich auch das Verdienst zu, die Ökologie hervorgebracht zu haben. Zwar ist es richtig, daß die Bedeutung der Erforschung der Umwelt niemals zuvor derart anerkannt worden ist, wie seit den sechziger Jahren dieses Jahrhunderts, doch reicht ökologisches Denken bis in das Altertum zurück (Glacken, 1967). Es spielte in den Schriften von Buffon und Linnaeus und in den Reiseberichten der großen Entdecker des 18. und 19. Jahrhunderts (der Forsters und Humboldts zum Beispiel) eine wichtige Rolle. Für diese Reisenden war das letzte Ziel nicht mehr das Sammeln und Beschreiben von Arten, sondern das Verstehen der Wechselwirkungen zwischen Organismen und ihrer Umwelt. Alexander von Humboldt wurde zum Begründer der ökologischen Pflanzengeographie, später wandte sich sein Interesse jedoch fast ausschließlich der Geophysik zu. Viele von Darwins Erörterungen und Überlegungen wären in einem Ökologielehrbuch durchaus am Platz. Der Ausdruck „Ökologie“ für die Wissenschaft, die sich mit dem „Naturhaushalt“ befaßt, wurde im Jahre 1866 von Haekel vorgeschlagen. Semper (1880) lieferte einen ersten allgemeinen Text über den Gegenstand. In den folgenden Jahren gab es wenig Kontakt zwischen den verschiedenen Gruppen, die „die Lebensbedingungen“ oder „Assoziationen“ verschiedener Arten von Organismen studierten. Möbius (1877) veröffentlichte seine klassische Studie über eine Austernbank, Hensen und andere konzentrierten sich auf die Meeresökologie, Warming auf die Pflanzenökologie, und wieder andere begründeten die Limnologie, die (hauptsächlich ökologische) Wissenschaft von den Binnengewässern.

Die Ökologie blieb lange Zeit recht statisch und beschreibend. Buchstäblich Tausende von Schriften befaßten sich mit der Zahl von Arten und Individuen innerhalb einer speziellen, genau vermessenen Fläche. Verschiedene Autoren wetteiferten im Vorschlagen phantastischer Nomenklaturen für alle nur möglichen Ausdrücke, die auf dem Gebiet benutzt wurden: sogar der Spaten, mit dem man die Pflanzen ausgrub, wurde in „Geotom“ umbenannt.

Drei Entwicklungen waren für eine Neuorientierung der Ökologie verantwortlich. Das eine waren die Berechnungen von Lotka-Volterra, die sich mit den durch Räuber-Beute-Beziehungen bedingten zyklischen Veränderungen von Populationen und in einem weiteren Rahmen mit verschiedenen anderen Aspekten des Wachstums, Verfalls und Kreislaufs von Populationen befaßten. Zweitens begann man mehr Gewicht auf die Konkurrenz zu legen. Das Exklusionsprinzip wurde aufgestellt und von Gause experimentell überprüft. Allmählich wurde das Studium der zwischenartlichen Konkurrenzbeziehungen unter der Führung von David Lack und Robert MacArthur zu einem der wichtigsten Zweige der Ökologie. Diese Thematik liegt auf der Grenze zwischen Ökologie und Evolutionsbiologie, denn die Konkurrenzbeziehungen sind nicht nur für Existenz und Fehlen von Arten, für ihre relative Häufigkeit und die gesamte Artenvielfalt bestimmend, sondern auch für die adaptiven Veränderungen dieser Arten im Verlauf der Evolution. Drittens brachte die Hinwendung zu Problemen des Energieumsatzes, insbesondere in Binnengewässern und in den Ozeanen, eine Erneuerung der Ökologie mit sich. Die Frage, in welchem Maße Computermodelle zum Verständnis der Wechselbeziehungen in Ökosystemen beitragen, ist noch immer umstritten.

Viele ökologische Faktoren, etwa das Tauschen des Räubers, Fütterungsstrategien, Nischenauswahl, Nischenerkennen, alle Qualitätsbeurteilungen und viele andere mehr,

sind letztlich Verhaltensmerkmale, so daß man vielleicht sogar so weit gehen kann zu behaupten, der größere Teil der ökologischen Forschung, zumindest an Tieren, beschäftigt sich heute mit Verhaltensproblemen. Außerdem befassen sich alle Arbeiten in der Pflanzen- wie auch Tierökologie letztlich mit der natürlichen Auslese.

Das Entstehen der Molekularbiologie

Je detaillierter und komplizierter die Analyse der physiologischen Vorgänge und Entwicklungsprozesse wurde, um so deutlicher wurde, daß sich letztlich viele dieser Prozesse auf das Wirken biologischer Moleküle reduzieren lassen. Das Studium derartiger Moleküle war zunächst ausschließlich die Domäne der Chemie und Biochemie. Die ältesten Wurzeln der Biochemie reichen bis weit in das 19. Jahrhundert zurück, doch gab es ursprünglich keine klare Abgrenzung von der organischen Chemie, und biochemische Forschung wurde gewöhnlich in chemischen Instituten betrieben. In der Tat hatte ein großer Teil der frühen Biochemie wenig mit Biologie zu tun, war sie doch lediglich die Chemie von aus Organismen extrahierten Verbindungen oder bestenfalls von Verbindungen, die in biologischen Vorgängen von Bedeutung sind. Bis zum heutigen Tag gibt es noch Bereiche der Biochemie, die dieser Art sind. Ein zweiter Weg führte von der Physiologie zur Molekularbiologie (Florkin, 1972ff.; Fruton, 1972; Leicester, 1974).

Einige Errungenschaften der Biochemie sind für den Biologen von besonderer Bedeutung. Dazu gehört zum Beispiel die schrittweise Aufklärung gewisser Stoffwechselbahnen, etwa des Zitronensäurezyklus, wie auch der schließliche Nachweis, daß jeder Schritt in der Regel von einem spezifischen Gen gesteuert wird. Diese Forschung ist keine bloße Biochemie mehr, und es hat sich völlig zu recht eingebürgert, sie als Molekularbiologie zu bezeichnen. In der Tat hat man es hier mit der Biologie der Moleküle zu tun, ihren Veränderungen, Wechselbeziehungen und sogar ihrer Geschichte im Laufe der Evolution.

Eine weitere wichtige Entwicklung war die Einsicht, daß die Annahmen der Kolloidchemie unrealistisch waren und daß viele biologisch wichtige Materialien aus Polymeren mit hohem Molekulargewicht bestehen. Diese Entwicklung, in den zwanziger Jahren dieses Jahrhunderts vor allem mit dem Namen Staudinger verbunden, trug erheblich dazu bei, daß man schließlich zu einem Verständnis von Kollagen, Muskeleiweiß und, am wichtigsten, DNA und RNA gelangte. Polymerisierte organische Moleküle besitzen einige Eigenschaften von Kristallen, und man entdeckte, daß sich ihre komplizierte dreidimensionale Struktur mit Hilfe der Röntgenstrahlen-Kristallographie aufklären läßt (Bragg, Perutz, Wilkins und andere). Diese Studien ergaben, daß die dreidimensionale Struktur der Makromoleküle, d. h. ihre Morphologie, die Grundlage ihrer Funktionsweise darstellt. Obgleich die meisten biologischen Makromoleküle letzten Endes Aggregate der gleichen begrenzten Zahl von Atomen sind (hauptsächlich Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Schwefel, Phosphor und Stickstoff), besitzen sie alle außerordentlich spezifische und häufig völlig einzigartige Eigenschaften. Das Studium der dreidimensionalen Gestalt dieser Makromoleküle trug viel zu unserem Verständnis dieser Eigenschaften bei.

Die Molekularbiologen haben die Struktur buchstäblich Tausender von biologischen Verbindungen bestimmt und herausgefunden, an welchen Pfaden sie beteiligt sind, doch wenige ihrer Forschungsarbeiten haben so viel Aufsehen erregt wie die Auf-

klärung der chemischen Natur des genetischen Materials. Schon 1869 hatte Miescher entdeckt, daß ein großer Prozentsatz des Kernmaterials aus Nukleinsäuren bestand. Eine Zeitlang (in den achtziger und neunziger Jahren des 19. Jahrhunderts) postulierte man, daß Nuklein (Nukleinsäure) das genetische Material sei, aber diese Hypothese verlor schließlich wieder an Popularität (Kapitel 19). Erst als Avery und seine Mitarbeiter 1944 die transformierende Substanz des Pneumokokkus als DNA nachwiesen, kam es zu einer Neuorientierung. Zwar waren sich mehrere Biologen sofort der Bedeutung von Averys Entdeckung bewußt, doch besaßen sie nicht das technische know-how, um dies faszinierende Molekül gründlich erforschen zu können. Das Problem lag klar auf der Hand: Wie konnte dieses scheinbar einfache Molekül (wenigstens hielt man es zu jener Zeit für einfach, verglichen mit der Mehrheit der Proteine) im Kern des befruchteten Eies die gesamte Information zur Steuerung der artspezifischen Entwicklung des daraus entstehenden Organismus enthalten? Man mußte die exakte Struktur der DNA kennen, bevor man beginnen konnte, darüber zu spekulieren, wie sie ihre einzigartige Funktion erfüllen konnte. Ein stürmischer Wettlauf setzte ein zwischen einer Reihe von Laboratorien, die sich die Klärung dieser Frage zum Ziel gesetzt hatten, aus dem Watson und Crick vom Cavendish Laboratory in Cambridge, England, im Jahre 1953 als Sieger hervorgingen. Wären sie es nicht gewesen, so wäre es ein paar Monate oder Jahre später jemand anderem gelungen.

Jeder hat schon einmal von der Geschichte der Doppelhelix gehört. Aber nicht jeder begreift die Bedeutung dieser Entdeckung in ihrem ganzen Umfang. Es stellte sich heraus, daß die DNA nicht direkt an der Entwicklung oder an den physiologischen Funktionen des Körpers beteiligt ist, sondern lediglich einen Satz von Instruktionen (ein genetisches Programm) liefert, das in die richtigen Proteine übersetzt wird. Die DNA ist ein in jeder Zelle des Körpers in identischer Form vorhandener detaillierter Plan, der von einer Generation zur anderen weitergegeben wird. Der entscheidende Bestandteil der DNA-Moleküle sind vier Basenpaare (stets ein Purin und ein Pyrimidin). Eine Sequenz von drei Basenpaaren (Triplett) ist wie ein Buchstabe in einem Code und steuert die Übersetzung in eine spezifische Aminosäure. Die Reihenfolge solcher Triplets bestimmt, welches spezielle Peptid gebildet wird. 1961 entdeckte Nirenberg, daß durch die Triplets der DNA eine Translation in Aminosäuren möglich ist. Die Basenfolge in dem Triplett ist der Code.

Die Entdeckung der Doppelhelix der DNA und ihres Codes war ein Durchbruch ersten Ranges. Sie brachte ein für allemal Klarheit in einige der verworrensten Bereiche der Biologie und führte dazu, daß neue, klar umrissene Fragen gestellt wurden, von denen einige in die heutigen Grenzbereiche der Biologie gehören. Sie machen deutlich, warum ein grundlegender Unterschied zwischen Organismen und jeder Art nicht-lebendiger Substanz besteht. Es gibt in der unbelebten Welt nichts, was über ein genetisches Programm verfügte, das Informationen mit einer 3 Milliarden Jahre alten Geschichte speichert! Zur gleichen Zeit erhellt diese rein mechanistische Erklärung viele der Phänomene, von denen die Vitalisten behauptet hatten, sie seien auf chemische oder physikalische Weise nicht zu erklären. Gewiß ist die Erklärung immer noch physikalistisch, aber doch unendlich komplexer als die grob mechanistischen Erklärungen früherer Jahrhunderte.

Parallel zu den rein chemischen Entwicklungen der Molekularbiologie gingen solche anderer Art. Die Erfindung des Elektronenmikroskops in den dreißiger Jahren des 20. Jahrhunderts z. B. machte ein neues Verständnis der Zellstruktur möglich. Was die

Forscher des 19. Jahrhunderts als Protoplasma bezeichnet und für den Grundstoff des Lebens gehalten hatten, erwies sich nun als ein hochgradig komplexes System intrazellulärer Organellen mit spezifischen Funktionen. In der Mehrzahl handelt es sich um Membransysteme, die spezifischen Makromolekülen als „Habitat“ dienen. Die Molekularbiologie stößt an einer Vielzahl von Fronten vor, an einer weitaus größeren Zahl von ihnen als wir hier erwähnen können – und viele sind für die Medizin von ausschlaggebender Bedeutung.

Hauptperioden in der Geschichte der Biologie

Traditionsgemäß unterscheidet man in der Geschichtsschreibung zwischen verschiedenen Perioden. Die westliche Weltgeschichte zum Beispiel ist in drei Perioden unterteilt worden: Altertum, Mittelalter, Neuzeit. Die Grenze zwischen Mittelalter und Neuzeit wird gewöhnlich bei etwa 1500 angesetzt, um genauer zu sein, zwischen 1447 und 1517. Innerhalb dieser Zeitspanne, so sagt man, fanden alle jene entscheidenden Ereignisse statt und setzten alle jene Bewegungen ein, die dem neuen Abendland sein charakteristisches Gepräge geben sollten: die Erfindung des Buchdrucks mit beweglichen Lettern (1447), die Renaissance (als deren Beginn man den Fall von Konstantinopel im Jahre 1453 annimmt), die Entdeckung der Neuen Welt (1492), und die Reformation (1517). Diese Ereignisse bedeuten recht drastische Veränderungen, wenn man auch seine Zweifel daran haben kann, ob es legitim ist, eine scharfe Trennungslinie zwischen Mittelalter und Neuzeit zu postulieren. Schließlich gab es in den zweihundert Jahren vor 1447 ebenfalls zahlreiche bemerkenswerte Entwicklungen.

Auf ähnliche Weise hat man auch in der Wissenschaftsgeschichte gut definierte Zeitalter der Wissenschaft zu unterscheiden versucht. Viel Aufhebens hat man zum Beispiel darum gemacht, daß sowohl das Hauptwerk von Kopernikus als auch das von Vesalius im Jahre 1543 veröffentlicht wurden. Wichtiger ist, daß man die Ereignisse der Zeit von Galilei (1564–1642) bis Newton (1642–1727) als die „wissenschaftliche Revolution“ bezeichnet hat (Hall, 1954). So bedeutend die Fortschritte auch waren, die während dieses Zeitraums in den exakten Wissenschaften und auch in der Philosophie (mit Bacon und Descartes) gemacht wurden, sie waren in der Biologie von keinerlei welterschütternden Veränderungen begleitet. Darüber hinaus ist für einen kritischen Betrachter die *Fabrica* von Vesalius, von der überlegenen künstlerischen Qualität der Illustrationen abgesehen, kaum eine revolutionäre Abhandlung. Sie ist in ihrer Bedeutung keinesfalls mit *De Revolutionibus* von Kopernikus vergleichbar (siehe auch Radl, 1913, S. 99–107).

Das 16. Jahrhundert war eine schwierige Periode voller Widersprüche, eine Epoche mit raschen Veränderungen des Zeitgeistes. Es sah den Höhepunkt des Humanismus (in dem Werk von Erasmus von Rotterdam), es erlebte Luthers Reformation (1517), aber auch das kräftige Einsetzen der Gegenreformation (mit der Gründung des Jesuitenordens) und den Beginn der wissenschaftlichen Revolution. Die Wiederentdeckung des wahren Aristoteles (im Gegensatz zu dem der Scholastik) hatte einen deutlichen Einfluß auf die Biologie, insbesondere auf die Arbeit von Cesalpino und Harvey. Zwar nicht mit der Blüte der mechanischen Wissenschaften vergleichbar, zeigten sowohl die Physiologie als auch die Naturgeschichte gegen Ende des 16. und im frühen 17. Jahrhundert eindeutige Zeichen zunehmender Aktivität.

Alles weist darauf hin, daß zwischen den Geschehnissen in den exakten Wissenschaften und der Entwicklung der Wissenschaften vom Leben kaum eine zeitliche Kongruenz besteht. Ebenso wenig kann man in der Biologie gut umrissene ideologische Zeitalter abgrenzen, wie John Greene (1967) in seiner geistreichen Abhandlung über Foucaults *Les mots et les choses* sehr richtig betont hat. Jacobs *Logic of Life* (1970) ist in der Foucaultschen Tradition geschrieben, aber auch Jacob akzeptiert Foucaults Zeitalter nicht. Holmes (1977) stellt darüber hinaus die Frage, ob Jacobs Abgrenzung von Zeitaltern tatsächlich besser ist.

Keiner dieser Autoren hat jemals wirklich darüber nachgedacht, aus welchem Grunde das Aufteilen der Geschichte der Biologie in Perioden bei verschiedenen Verfassern derart unterschiedliche Ergebnisse zeitigt. Könnte es vielleicht sein, daß solche Perioden nur in der Vorstellung bestehen und daher nur durch willkürliche Abgrenzung definiert werden können, die jeder Verfasser anders vornimmt? Es ist ziemlich unwahrscheinlich, daß diese Annahme richtig ist. Viele der von bestimmten Historikern anerkannten Perioden sind bei weitem zu real. Ich möchte meinen, daß die Antwort anders lauten muß. Nämlich: diese Perioden sind nicht universal. Sie variieren in gewissem Maße in verschiedenen Ländern, und sie differieren recht deutlich in den verschiedenen Wissenschaften und in den verschiedenen Bereichen der Biologie, insbesondere zwischen der funktionalen Biologie und der Evolutionsbiologie. Denn die Veränderungen in diesen beiden Zweigen der Biologie sind keineswegs eng korreliert.

Der Biologie fehlt die Einheit der exakten Wissenschaften, und jede ihrer verschiedenen Disziplinen hatte, wie ich schon erwähnt habe, ihre eigene Chronologie von Geburt und Blütezeit. Bis zum 17. Jahrhundert etwa bestand das, was wir heute Biologie nennen würden, aus zwei Gebieten, zwischen denen nur ein recht schwacher Zusammenhang bestand: Naturgeschichte und Medizin. Im Verlauf des 17. und 18. Jahrhunderts teilte sich die Naturgeschichte recht deutlich in Zoologie und Botanik auf, obgleich viele der Zoologen und Botaniker vom Fach, bis zu Linnaeus und Lamarck, sich beliebig zwischen beiden Gebieten hin- und herbewegten. In der Medizin sonderten sich zur gleichen Zeit Anatomie, Physiologie, Chirurgie und klinische Medizin zunehmend voneinander ab. Gebiete, die im 20. Jahrhundert vorherrschende Bedeutung gewinnen sollten, wie die Genetik, Biochemie, Ökologie und Evolutionsbiologie, existierten vor 1800 schlechthin nicht. Der Aufstieg – und die gelegentlichen Rückschläge – jedes dieser Gebiete ist eine faszinierende Geschichte und bildet eins der Hauptthemen der folgenden Kapitel dieses Buches.

Vermutlich wird ein Taxonom, ein Genetiker oder ein Physiologe jeweils unterschiedliche Perioden unterscheiden, und das gleiche gilt für einen Deutschen, einen Franzosen oder einen Engländer. Man mag es bedauern, daß die Geschichte nicht ein wenig ordentlicher ist, aber das läßt sich nun einmal nicht ändern. Die Aufgabe des Historikers erschwert dies erheblich, muß er doch unter Umständen gleichzeitig fünf oder sechs verschiedene zeitgenössische „Forschungstraditionen“ („research traditions“, wie Larry Laudan sie nennt) untersuchen. So interessant das Problem der Unterscheidung geistiger Epochen auch ist, es ist noch so neu, daß bisher weder für die Biologie als Gesamtheit, noch für die Entwicklung in den einzelnen Ländern der ganzen Welt eine gute Analyse vorliegt.

Jede der zahlreichen biologischen Disziplinen, wie Embryologie, Zytologie, Physiologie oder Neurologie, hatte sowohl Perioden der Stagnation als auch solche raschen Fortschritts zu verzeichnen. Zuweilen hört man die Frage, ob es jemals eine Periode ge-

geben habe, in der die Biologie eine ebenso drastische Neuorientierung erfuhr wie die Physik während der wissenschaftlichen Revolution. Die Antwort ist negativ. Zwar hat es bestimmte Jahre gegeben, in denen im einen oder anderen Zweig der Biologie ein neuer Anfang gemacht wurde: 1828 für die Embryologie, 1839 für die Zytologie, 1859 für die Evolutionsbiologie und 1900 für die Genetik. Doch hatte jeder Zweig der Biologie seinen eigenen Zyklus und es gab keine breitangelegte allgemeine Umwälzung. Sogar die Veröffentlichung von Darwins *Origin of Species* im Jahre 1859 hatte faktisch keinen Einfluß auf die experimentellen Zweige der Biologie. Das in der Evolutionsbiologie so grundlegend wichtige Ersetzen essentialistischen Denkens durch Populationsdenken berührte die funktionale Biologie fast ein ganzes Jahrhundert lang kaum. Die Klärung der DNA-Struktur (1953) war ein fruchtbarer Anstoß für die Zell- und Molekularbiologie, für einen großen Teil der organismischen Biologie aber ohne jede Relevanz.

Am ehesten entspricht einer Revolution in der Biologie die Zeit von etwa 1830 bis 1860, eine der aufregendsten Perioden in der Geschichte der Biologie überhaupt (siehe Jacob, 1973, S. 178). Zu dieser Zeit erhielt die Embryologie einen erheblichen Anstoß durch die Arbeit von K. E. von Baer, entstand die Zytologie mit der Entdeckung des Zellkerns durch Brown und der Arbeit von Schwann, Schleiden und Virchow, nahm die neue Physiologie Gestalt an unter Helmholtz, Du Bois-Reymond, Ludwig und Bernard, legten Wöhler, Liebig und andere die Fundamente für die organische Chemie, stellten Johannes Müller, Siebold und Sars die Wirbellosenzoologie auf eine neue Grundlage und – schließlich und am wichtigsten – konzipierten Darwin und Wallace die neue Evolutionstheorie. Diese vielfältigen Leistungen entsprangen keineswegs einer einheitlichen Bewegung, ja sie waren weitgehend voneinander unabhängig. Zum großen Teil waren sie der wachsenden Professionalisierung der Wissenschaft zu verdanken, wie auch der Verbesserung des Mikroskops und der raschen Entwicklung der Chemie. Einiges davon war jedoch das unmittelbare Resultat des unerklärlichen Auftretens eines einzigartigen Genies.

Biologie und Philosophie

Bei den Griechen gab es keine Trennung von Wissenschaft und Philosophie. Die Philosophie war die Wissenschaft der Zeit, was insbesondere für die ionischen Philosophen seit Thales zutraf. Einige Mathematiker/Ingenieure, wie Archimedes, und einige Ärzte/Physiologen, wie Hippokrates und später Galen, kamen einem echten Wissenschaftler am nächsten, aber die hervorragenden Philosophen des Zeitalters, wie Aristoteles, waren ebenso sehr Wissenschaftler wie Philosophen.

Nach dem Ende der Scholastik begannen sich die beiden Disziplinen zu trennen. Anatomen wie Vesalius, Physiker/Astronomen wie Galilei, Botaniker/Anatomen wie Cesalpino und Physiologen wie Harvey waren in erster Linie Wissenschaftler, obgleich einige von ihnen sehr starke philosophische, aristotelische oder anti-aristotelische Bindungen besaßen. Die Philosophen ihrerseits wurden zunehmend zu „reinen“ Philosophen. Descartes war einer der wenigen, der sowohl Wissenschaftler als auch Philosoph war, während wir Berkeley, Hobbes, Locke und Hume bereits als reine Philosophen bezeichnen. Kant war vielleicht der letzte Philosoph, dem wir hervorragende theoretische Beiträge zur Wissenschaft (genauer zur Anthropologie und zur Kosmologie) verdanken, und zwar derart ausgezeichnete Beiträge, daß sie in der rein naturwissenschaftlichen Geschichtsschreibung zitiert werden. Nach ihm war es umgekehrt so, daß die Naturwissen-

schaftler und Mathematiker zur Philosophie beitrugen (Herschel, Darwin, Helmholtz, Mach, Russell, Einstein, Heisenberg, K. Lorenz).

Die Philosophie erlebte im 18. und 19. Jahrhundert eine Blütezeit. Descartes hatte den beengenden Einfluß von Aristoteles gebrochen, und die Herrschaft von Descartes wurde wiederum von Locke, Hume und Kant beendet. Merkwürdig ist: Alle Philosophen dieser Epoche, so sehr sie sich sonst auch in ihren Ansichten unterschieden, stellten die Mehrzahl ihrer Fragen im Rahmen des Essentialismus. Das 19. Jahrhundert war Zeuge mehrerer Neuanfänge, von denen Comtes Positivismus, eine Philosophie der Wissenschaft, der wichtigste war. Recht einflußreich war auch ein betont reduktionistischer Materialismus, der in Deutschland von Vogt, Büchner und Moleschott vertreten wurde (Gregory, 1977), und sei es auch nur, weil seine Übertreibungen holistische, emergentistische oder sogar vitalistische Strömungen provozierten. Wegen seiner konsequenten und niemals falsifizierten Absagen an jeglichen Dualismus und alles Übernatürliche hatte er jedoch einen bleibenden Effekt.

Innerhalb der Biologie hatten diese philosophischen Strömungen ihren größten Einfluß auf die Physiologie und Psychobiologie, d. h. auf biologische Disziplinen, die sich mit unmittelbaren Ursachen befassen. Welcher Natur genau die Beziehungen zwischen diesen Philosophen und der physiologischen Forschung waren, ist bis heute noch nicht gehörig analysiert worden. Trotz einiger gegenteiliger Behauptungen scheint die Philosophie nur eine relativ geringe, wenn nicht sogar unerhebliche Rolle bei dem Entdeckungsprozeß gespielt zu haben, wohingegen umgekehrt philosophischen Dogmen oder Prinzipien eine wichtige rahmende Funktion in bezug auf die erklärenden Hypothesen zukam.

Unter den Philosophen hatte Gottfried Wilhelm Leibniz (1646–1717), im Gegensatz zu den physikalistischen Philosophen seiner Zeit, das echte Bedürfnis, die Natur als ein Ganzes zu verstehen. Er zeigte, wie unbefriedigend es war, das Funktionieren der Welt des Lebendigen ausschließlich mittels sekundärer, physikalischer Ursachen zu erklären. Wenn auch die Antworten, die er selbst gab (prästabilisierte Harmonie und Prinzip des zureichenden Grundes) nicht die gesuchten Lösungen waren, so warf er doch Probleme auf, die nachfolgende Philosophengenerationen, einschließlich Kants, in tiefe Verwirrung stürzten. Trotz seines brillanten mathematischen Denkens erkannte Leibniz klar, daß mehr an der Natur war als bloße Quantität, und er war einer der ersten, die die Bedeutung der Qualität erkannten. In einem von dem Diskontinuitätsbegriff des Essentialismus beherrschten Zeitalter betonte er die Kontinuität. Sein Interesse an der *scala naturae*, so statisch er diese auch verstehen mochte, trug dazu bei, den Boden für das Evolutionsdenken vorzubereiten. Er beeinflusste tiefgreifend das Denken von Buffon, Maupertuis, Diderot und anderen Philosophen der Aufklärung, und über diese auch Lamarck. Er bildete vielleicht das bedeutendste Gegengewicht gegen den Einfluß des essentialistischen, mechanistischen Denkens der Galilei-Newtonschen Tradition.

Die philosophischen Grundlagen der Evolutionsbiologie sind weitaus weniger eindeutig als die der funktionalen Biologie. Der Begriff eines Gerichtetseins im Leben („höher und niedriger“) geht auf Aristoteles und die *scala naturae* zurück (Lovejoy, 1936), doch das Populationsdenken hatte anscheinend nur sehr spärliche Wurzeln in der Philosophie (später Nominalismus). Für die entscheidende Erkenntnis der Bedeutung der Geschichte (im Gegensatz zu der Zeitlosigkeit physikalischer Gesetze) kamen erhebliche Anstöße aus der Philosophie (Vico, Leibniz, Herder). Die Einsicht in die Bedeutung der Geschichte führte fast unvermeidlich zu einem Anerkennen des Prozesses der Entwick-

lung. Die Entwicklung wiederum war wichtig für Schelling (und die Naturphilosophen), Hegel, Comte, Marx und Spencer. Die Bedeutung dieser Denker ist in Mandelbaums (1971, S. 42) Definition des Historizismus recht gut dargestellt: „Der Historizismus ist der Glaube, daß ein angemessenes Verständnis der Natur eines beliebigen Phänomens und eine angemessene Beurteilung seines Wertes dadurch gewonnen werden, daß man es unter dem Aspekt betrachtet, welche Stelle es in einem Entwicklungsprozeß einnahm und welche Rolle es in diesem Prozeß spielte.“

Es ist verlockend, mit dem Gedanken zu spielen, die Evolutionstheorie habe ihren Ursprung in dieser Art zu denken gehabt, aber es gibt kaum Anzeichen dafür, daß dies der Fall gewesen sein könnte – außer Spencers Evolutionismus, der allerdings auf Darwin, Wallace, Huxley oder Haeckel keinen befruchtenden Einfluß hatte. In der Tat scheint entgegen allen Erwartungen niemals ein enger Zusammenhang zwischen Historizismus und Evolutionsbiologie bestanden zu haben, außer vielleicht in der Anthropologie. Historizismus und logischer Positivismus waren jedoch zwei ganz und gar inkompatible Strömungen. Erst vor relativ kurzer Zeit haben einige Wissenschaftsphilosophen die Vorstellung der „historischen Darstellungen“ („historical narratives“) akzeptiert. Und doch hätte man bereits kurz nach 1859 eingesehen haben können, daß der Begriff Gesetz in der Evolutionsbiologie (und daher auch in jeder Wissenschaft, die sich mit zeitabhängigen Vorgängen befaßt, wie die Kosmologie, Meteorologie, Paläontologie, Paläoklimatologie oder Ozeanographie) weit weniger brauchbar ist als der Begriff der „historical narratives“.

Die Gegner des Kartesianismus stellten Fragen, die den Mechanisten niemals in den Sinn kamen. Diese Fragen machten in peinlicher Weise deutlich, wie unvollständig die Erklärungen der Mechanisten waren. Nicht nur, daß diese anders Denkenden Fragen über Zeit und Geschichte stellten, es wurden auch immer häufiger Warum-Fragen gestellt, das heißt, man suchte nach „letzten Ursachen“. Der entschiedenste Widerstand gegen die mechanistische Theorie der Anhänger Newtons, die sich damit zufrieden gaben, einfache Fragen nach unmittelbaren Ursachen zu stellen, entwickelte sich in Deutschland gegen Ende des 18. und zu Beginn des 19. Jahrhunderts. Selbst Denker, die keine Biologen waren, wie Herder, hatten einen kräftigen Einfluß auf diesen Widerstand. Doch leider brachten alle diese Bemühungen (in die auch Goethe und Kant verwickelt waren) kein konstruktives neues Paradigma hervor; stattdessen geriet diese Strömung unter den Einfluß von Oken, Schelling und Carus – Autoren, deren Phantastereien die Experten nur mit Spott begegnen konnten und deren törichte Konstruktionen der moderne Leser nur mit peinlicher Verlegenheit lesen kann. Dennoch waren einige ihrer grundlegenden Interessen durchaus denen Darwins ähnlich. Von den Exzessen der Naturphilosophen abgestoßen, zogen sich die anti-mechanistischen Naturforscher in die unproblematische Beschreibung zurück, ein Gebiet, das zwar unerschöpflich, aber, wie die besten Geister bald darlegten, intellektuell nicht lohnend war.

Es herrscht immer noch keine Übereinstimmung darüber, ob die Philosophie nach 1800 einen Beitrag zur Naturwissenschaft geleistet hat oder nicht. Es ist keineswegs überraschend, daß die Philosophen allgemein dazu neigen, diese Frage positiv zu beantworten, die Antwort der Naturwissenschaftler dagegen negativ ist. Doch besteht kein Zweifel daran, daß die Formulierung von Darwins Forschungsprogramm von der Philosophie beeinflusst war (Ruse, 1979a; Hodge, 1982). Während der letzten Generationen hat sich die Philosophie recht deutlich in die Metawissenschaft zurückgezogen, d. h. in die Analyse der wissenschaftlichen Methodologie, die Semantik, Linguistik, Semiotik und andere Gebiete an der Peripherie der Wissenschaft.

Biologie heute

Was würde man sagen, wollte man die moderne Biologie mit einigen wenigen Worten charakterisieren? Der vielleicht beeindruckendste Aspekt der heutigen Biologie ist ihre Geschlossenheit. Faktisch alle großen Kontroversen früherer Jahrhunderte sind beigelegt. Der Vitalismus in all seinen Formen ist restlos verworfen worden und hat seit mehreren Generationen keine ernstzunehmenden Anhänger mehr. Die zahlreichen miteinander konkurrierenden Evolutionstheorien sind nach und nach aufgegeben worden und wurden durch eine einzige „synthetische“ Evolutionstheorie ersetzt, die den Essentialismus, die Vererbung erworbener Eigenschaften, orthogenetische Trends und den Saltationismus ablehnt.

Mehr und mehr Biologen haben eingesehen, daß es bei der funktionalen Biologie und der Evolutionsbiologie nicht um ein „entweder – oder“ geht, sondern daß kein biologisches Problem gelöst ist, solange nicht *sowohl* die unmittelbaren *als auch* die letzten (= evolutionären) Ursachen bestimmt sind. Die Folge davon ist, daß sich viele Molekularbiologen heute mit Evolutionsfragen befassen, und umgekehrt viele Evolutionsbiologen molekulare Probleme behandeln. Das gegenseitige Verständnis ist heutzutage weit aus größer als dies noch vor 25 Jahren der Fall war.

Die letzten 25 Jahre waren auch Zeuge der endgültigen Befreiung der Biologie von der Bevormundung durch die exakten Wissenschaften. Heutzutage gesteht man nicht nur allgemein zu, daß die Komplexität biologischer Systeme von einer anderen Größenordnung ist; man ist sich auch darin einig, daß die Existenz von geschichtlich entstandenen Programmen in der unbelebten Welt unbekannt ist. Teleonomische Prozesse und angepaßte Systeme, wie sie durch diese Programme möglich werden, sind in physikalischen Systemen unbekannt.

Der Vorgang der Emergenz, d.h. das Auftreten von zuvor unerwarteten neuen Eigenschaften oder Merkmalen auf höheren Integrationsebenen in komplexen hierarchischen Systemen, ist in lebendigen Systemen von weitaus größerer Bedeutung als in unbelebten Systemen. Dies trägt ebenfalls zu den Unterschieden zwischen den exakten Wissenschaften und der Biologie bei und damit zur Unterschiedlichkeit der in diesen Bereichen benutzten Strategien und Erklärungsmodelle.

Die Frage, welches heute die wichtigsten Probleme der Biologie sind, läßt sich nicht beantworten, denn ich kenne kein einziges biologisches Fachgebiet, das sich nicht mit wichtigen ungelösten Problemen auseinandersetzt. Das gilt sogar für solch klassische Gebiete wie die Systematik, Biogeographie und vergleichende Anatomie. Und dennoch sind es die Fragen, die mit komplexen Systemen zu tun haben, die am brennendsten und bisher am schwersten zu handhaben sind. Die einfachste von ihnen, die gegenwärtig in der Molekularbiologie im Mittelpunkt des Interesses steht, ist die Frage nach Struktur und Funktion des Eukaryonten-Chromosoms. Um diese verstehen zu können, müssen wir auch die spezifische Funktion und gegenseitige Beeinflussung der verschiedenen DNA-Arten kennen (Codieren für lösliche oder nicht-lösliche Proteine, stille DNA, relativ repetitive, hoch-repetitive DNA, und so weiter); obwohl alle diese DNAs chemisch im Prinzip gleich sind, produzieren einige von ihnen „Baumaterial“, erfüllen andere eine regulierende Funktion und haben wieder andere nach Ansicht einiger Molekularbiologen überhaupt keine Aufgabe (sind „parasitär“). Das mag richtig sein, doch ist es für einen eingefleischten Darwinisten, wie ich einer bin, nicht sehr überzeugend. Ich zweifle jedoch nicht daran, daß es uns in wenigen Jahren gelungen sein wird, das ganze komplexe DNA-System zu verstehen.

Weniger zuversichtlich bin ich hinsichtlich der Geschwindigkeit des Fortschritts bei unserem Verständnis der komplexeren physiologischen Systeme, etwa jener, die die Differenzierung und Arbeitsweise des Zentralnervensystems steuern. Man kann diese Probleme nicht lösen, ohne die Systeme in ihre Bestandteile zu zerlegen, doch wenn man während der Analyse die Systeme zerstört, so wird es sehr schwierig, das Wesen all der im Innern der Systeme vorhandenen Wechselwirkungen und Steuermechanismen zu verstehen. Wir werden ein gehöriges Maß an Zeit und Geduld benötigen, bevor wir komplexe biologische Systeme restlos verstehen. Und es wird nur mit einer Mischung aus reduktionistischen und emergentistischen Methoden gelingen.

Die Biologie ist heute zu einem so weiten und derart differenzierten Gebiet geworden, daß sie nicht mehr völlig von einer speziellen „Mode“ beherrscht werden kann, wie dies zum Beispiel durch die Artenbeschreibung zur Zeit von Linnaeus, die Aufstellung von Phylogenien im post-Darwinschen Zeitalter oder die Entwicklungsmechanik in den zwanziger Jahren unseres Jahrhunderts geschah. Zwar ist momentan die Molekularbiologie ganz besonders aktiv, doch auch die Neurobiologie ist eine starke und blühende Fachrichtung, und das gleiche läßt sich über die Ökologie und über die Verhaltensbiologie sagen. Und selbst die weniger aktiven Zweige der Biologie verfügen über ihre eigenen Zeitschriften (einschließlich vieler, die neu gegründet wurden), veranstalten Symposien und werfen beständig neue Fragen auf. Am wichtigsten jedoch ist, daß ungeachtet der scheinbaren Aufspaltung in viele Fachbereiche heute ein stärkeres Gefühl der Einheit herrscht als dies während mehrerer Jahrhunderte in der Vergangenheit der Fall war.

Teil I: Vielfalt des Lebens

Kaum ein anderer Aspekt ist für das Leben so bezeichnend wie seine nahezu unbegrenzte Vielfalt. In Populationen mit geschlechtlicher Fortpflanzung gibt es keine zwei Individuen, die einander gleich sind; es gibt weder zwei gleiche Populationen einer Species, noch zwei Species, zwei höhere Taxa, irgendwelche Sozietäten und so weiter *ad infinitum*, die einander gleich wären. Wohin wir auch in der Natur blicken, entdecken wir Einzigartigkeit, und Einzigartigkeit ist gleichbedeutend mit Vielfalt.

Vielfalt findet sich in der lebendigen Welt auf jeder Hierarchiestufe. In einem höheren Organismus gibt es wenigstens 10000 verschiedene Arten von Makromolekülen (einige Schätzungen liegen sogar sehr viel höher). Zieht man all die verschiedenen Zustände von Repression und Derepression aller Gene in einem Zellkern in Betracht, so besitzt ein höherer Organismus Millionen, wenn nicht Milliarden verschiedener Zellen. Die Zahl der verschiedenen Organe, Drüsen, Muskeln, Nervenzentren, Gewebe und so weiter geht in die Tausende. Jedes Individuum einer sich geschlechtlich fortpflanzenden Art ist einzigartig nicht nur, weil es genetisch einzigartig ist, sondern auch, weil es sich im Alter von jedem anderen unterscheiden und in seinen Immunsystemen und offenen Erinnerungsprogrammen verschiedene Informationen angesammelt haben kann. Diese Vielfalt ist die Grundlage der Ökosysteme und die Ursache von Konkurrenz und Symbiose; sie macht auch die natürliche Auslese möglich. Jeder Organismus muß, um zu überleben, die Vielfalt seiner Umwelt kennen oder zumindest fähig sein, es mit ihr aufzunehmen. Tatsächlich gibt es wohl kaum einen biologischen Vorgang oder ein biologisches Phänomen, bei dem organismische Vielfalt nicht eine Rolle spielt.

Besonders bedeutsam ist, daß man auf jeder Hierarchieebene sehr ähnliche Fragen hinsichtlich der Vielfalt stellen kann, zum Beispiel über Ausmaß oder Veränderlichkeit der Vielfalt, ihren Mittelwert, ihren Ursprung, ihre funktionale Rolle und ihre selektive Bedeutung. Wie es für Vieles in der Biologie bezeichnend ist, sind auch die Antworten auf die meisten dieser Fragen eher qualitativer als quantitativer Art. Auf jeder Ebene der Vielfalt ist der erste Schritt zu ihrer Erforschung die Bestandsaufnahme, d.h. das Entdecken und Beschreiben der verschiedenen „Sorten“, aus denen eine spezielle Klasse besteht, ob es sich dabei nun um Gewebe und Organe in der Anatomie handelt, um verschiedene normale und anomale Zellen und Zellorganellen in der Zytologie, verschiedene Typen von Assoziationen von Floren und Faunen in der Ökologie und Biogeographie, oder verschiedene Sorten von Arten und höheren Taxa in der Taxonomie. Durch Beschreibung und Bestandsaufnahme wird das Fundament gelegt, von dem aller weiterer Fortschritt in den jeweiligen Wissenschaften abhängt. In den folgenden Kapiteln werde ich mich darauf beschränken, eine einzige Komponente der Vielfalt des Lebens zu behandeln, die Vielfalt der „Sorten“ von Organismen [1].

Die Entdeckung des Ausmaßes der Vielfalt

Seit es Menschen gibt, hat ihren Geist die Vielfalt der Natur beschäftigt. Wie unwissend ein Eingeborenentamm auch in anderen biologischen Fragen sein mag, stets besitzt er ein beträchtliches Vokabular an Namen für verschiedene Tiere und Pflanzen, die in seiner Gegend vorkommen. Als erste werden natürlich jene Lebewesen benannt, die für den Menschen unmittelbar von Interesse oder Bedeutung sind, ob nun als Raubtiere (Bären, Wölfe), Nahrungsquelle (Hase, Rotwild, Fische, Muscheln, Gemüse, Obst und so weiter), für Bekleidung (Häute, Pelze, Federn) oder wegen magischer Eigenschaften. Dies sind auch heute noch die in der Folklore vorherrschenden „Arten“.

Daß diese Beschäftigung mit der Vielfalt der Natur eine weltweite Erscheinung ist, wurde deutlich, als europäische Naturforscher von ihren Expeditionen und Sammelreisen zurückkehrten. Sie pflegten ausnahmslos von der erstaunlichen Kenntnis über Vögel, Pflanzen, Fische oder Strandtiere zu berichten, die sie bei jedem besuchten Eingeborenentamm vorgefunden hatten. Jeder Stamm konzentriert sich, nicht weiter verwunderlich, auf die Naturgeschichte, die für sein tägliches Leben von besonderem Interesse ist. So wird ein an der Küste lebender Stamm vielleicht alles über die in der Gezeitenzone lebenden Schalentiere wissen, aber kaum etwas über das Vogelleben des angrenzenden Waldes. Da die Zahl an Vogelarten in einem Gebiet gewöhnlich klein ist, besitzt ein Stamm häufig einen eigenen Namen für jede Art (Diamond, 1966). Im Falle reicher lokaler Floren kann die Betonung eher auf generischen Namen liegen – eine Tradition, die von dem Botaniker Linnaeus fortgesetzt wurde. Gewöhnlich gibt es ein umfangreiches Vokabular für Kulturpflanzen und Haustiere; Angehörige von Stämmen mit Jagdtradition besitzen jedoch oft auch ein hervorragendes Wissen über wildlebende Tiere und natürlich vorkommende einheimische Pflanzen. Es ist außerordentlich bedauerlich, daß dieses Wissen von der Anthropologie so lange Zeit vernachlässigt worden ist. Unter dem Einfluß der Zivilisation gehen solche Traditionen rasch verloren, so daß es für ein Studium der Volkstaxonomie in vielen Gebieten zu spät ist. Zum Glück sind in den letzten Jahren einige hervorragende Studien auf diesem Gebiet veröffentlicht worden [2]. Von speziellem Interesse ist, wie häufig nicht nur Arten und Varianten, sondern auch höhere Taxa erkannt wurden.

Die frühen Naturbeobachter kannten nur die Fauna und Flora in den Grenzen ihrer Heimat. Selbst Aristoteles erwähnt nur etwa 550 Tierarten, und die ersten Renaissance-Kräuterbücher enthielten zwischen 250 und 600 Pflanzenarten. Daß es nicht überall auf der Welt die gleiche Flora und Fauna gibt, war jedoch bereits in der Antike bekannt aus den Reiseberichten, wie sie von Herodot, Plinius und anderen überliefert sind. Sie berichteten von Elefanten, Giraffen, Tigern und vielen anderen Tieren, die an den europäischen Mittelmeerküsten nicht vorkamen.

Die Existenz solch seltsamer Kreaturen regte die Phantasie der Europäer an, übt doch das Unbekannte überall eine Faszination auf den zivilisierten Menschen aus, ob es sich nun um exotische Länder, fremde Völker oder bizarre Tiere und Pflanzen handelt. All die unglaublichen Geschöpfe in dieser unserer wunderbaren Welt zu entdecken und zu beschreiben, war die große Leidenschaft von Reisenden und Sammlern von Plinius bis zu Gesner und den Schülern von Linnaeus. Im Altertum hatte man natürlich nicht die geringste Vorstellung von dem Ausmaß der geographischen Verbreitung von Faunen und Floren wie heute. Dies änderte sich erst, als Reisende wie etwa Marco Polo (1254–1323) bis tief ins Innere Asiens (oder Afrikas) vordrangen. Als die Portugiesen im

15. Jahrhundert die Ozeane zu durchqueren begannen und Kolumbus die Neue Welt entdeckte (1492), wurde das Wissen um die biotische Vielfalt der Welt um eine ganz neue Dimension erweitert. Cooks Seereisen, die die Erforschung Australiens und der Inseln des pazifischen Ozeans einleiteten, bildeten den Schlußstein in diesem Gebäude. Doch all das war erst der Anfang, denn die ersten Reisenden und Sammler brachten nur einen Bruchteil der fernen Faunen und Floren mit. Sogar in Europa beschrieb man noch in den vierziger und fünfziger Jahren unseres Jahrhunderts neue Arten von Säugetieren und Schmetterlingen. Die Schatztruhe noch unbeschriebener Arten weniger auffälliger Gruppen und weniger zugänglicher Gegenden scheint schier unerschöpflich zu sein. In den Tropen kennen wir wahrscheinlich selbst heute noch nicht mehr als ein Fünftel oder Zehntel der vorhandenen Arten.

Mit wachsenden Kenntnissen gewannen neue Betrachtungsweisen die Oberhand. Das Interesse der ersten Reisenden hatte dem Spektakulären gegolten; für sie gab es nichts Schöneres als mit Geschichten von Monstern und Fabelgeschöpfen nach Hause zu kommen. Bald jedoch wich dies einem echten Interesse am rein Exotischen. Private Sammler in England, Frankreich, Holland und Deutschland richteten Naturalien-Kabinetts ein, kaum anders jedoch als Briefmarken- oder Münzensammler. Echte Naturforscher wie Linnaeus und Artdi profitierten von dem Enthusiasmus derartiger Sammler und Gönner. Zu den Forschern, die Kolonien bereisten und wichtiges zur Naturgeschichte von zuvor nahezu unbekannten Gegenden beitrugen, gehörten Marcgrave in Brasilien und Rumphius in Ostindien (s. Stresemann, 1975).

Das 18. Jahrhundert war der Beginn der Ära der großen Seereisen. Bougainville und Cook sowie andere französische und britische Expeditionen brachten großartige Schätze mit [3]. Diese Aktivitäten nahmen im 19. Jahrhundert weiter zu, als sich Rußland (Kotzebue) und die Vereinigten Staaten hinzugesellten. Reisende besuchten die entlegendsten Gegenden der Welt, sammelten alle Sorten naturgeschichtlicher Gegenstände, füllten die privaten Museen, bis sie platzen, und erzwangen so den Bau großer nationaler und staatlicher Museen und Herbarien. Niemals waren es der Proben und Exemplare zu viele, denn jede Reise, jede Sammeltätigkeit erbrachte weitere Neuheiten. Noch in den zwanziger und dreißiger Jahren unseres Jahrhunderts entdeckte eine einzige Expedition (die Whitney South Sea Expedition), die fast alle Inseln der Südsee besuchte, in einer so gut bekannten Gruppe wie der der Vögel mehr als dreißig neue Arten.

Die Arbeiten von Humboldt und Bonpland in Südamerika, von Darwin auf der *Beagle* (1831–1836), von A. R. Wallace in Ostindien (1854–1862) und von Bates und Spruce in Amazonien sind wohlbekannt, doch man vergißt gewöhnlich, daß es buchstäblich Tausende von anderen Sammlern gegeben hat. Linnaeus sandte seine Schüler auf die Suche nach exotischen Pflanzen, aber einige der besten unter ihnen erlagen tropischen Krankheiten: Bartsch (gest. 1738), Ternström (gest. 1746), Hasselquist (gest. 1752), Loefling (gest. 1756) und Forskål (gest. 1763). Noch größer war die Tragödie in Ostindien, wo in einem Zeitraum von dreißig Jahren die Blüte der europäischen Zoologen tropischen Krankheiten oder Mörderhand zum Opfer fiel: Kuhl (gest. 1821), van Hasselt (gest. 1823), Boie (gest. 1827), Macklot (gest. 1832), van Oort (gest. 1834), Horner (gest. 1838), Forsten (gest. 1843) und Schwaner (gest. 1851). Unter ihnen waren die enthusiastischsten und begabtesten Naturforscher der Zeit, deren Traum es war, zur Kenntnis des Tierlebens der Tropen beizutragen. Kuhl und Boie waren Deutschlands brillianteste junge Naturkundler. Die Lücke, die ihr Tod riß, trug mit dazu bei, daß die Qualität der deutschen naturgeschichtlichen Forschung in den darauffolgenden Jahren abzusinken begann, denn jede Zeit hat immer nur eine begrenzte Zahl erstklassiger Geister.

Un erforschte und kaum bekannte Länder bildeten jedoch nur ein Gebiet, in dem die Erforscher der Vielfalt die Grenzen aufrollten. Man erforschte auch andere Lebensformen und exotische Umwelten. Die Parasiten zum Beispiel wurden Gegenstand ernsthafter Forschung. Im menschlichen Darm lebende Parasiten sind bereits in dem Ebers-Papyrus (1500 v. Chr.) erwähnt und wurden von den Ärzten des antiken Griechenland erörtert; als ihre universale Verbreitung im Menschen und im Tier nachgewiesen wurde, führte dies zu dem Glauben, sie entstünden durch Urzeugung. Erst im 19. Jahrhundert erkannte man, daß viele, wenn nicht die Mehrheit der Parasiten auf einen einzigen Wirt begrenzt sind und daß eine Wirtsart gleichzeitig von mehreren verschiedenen Parasiten geplagt werden kann: von Bandwürmern (*Cestodes*), Saugwürmern (*Trematodes*), Fadenwürmern (*Nematodes*), von Blut- und Zellparasiten. Angefangen mit den Studien von Zoologen wie Rudolphi, von Siebold, Küchenmeister und Leuckart spezialisierte sich eine immer größere Zahl von Parasitologen auf diesen Zweig der Vielfalt [4]. Wegen der komplexen Lebenszyklen der meisten Parasiten erfordert dieses Forschungsgebiet besondere Beharrlichkeit und Findigkeit. Da Parasiten zu den gefährlichsten Erregern menschlicher Krankheiten gehören (Malaria, Schlafkrankheit, Bilharziose, Rickettsien, usw.), wurden sie zu Recht intensiv erforscht. Auch Pflanzen werden weithin von Parasiten heimgesucht, von Gallinsekten, Milben und einer langen Reihe von Pilzen und Viren. Es wäre wahrscheinlich nicht übertrieben, würde man behaupten, daß es mehr Arten Pflanzenparasiten gibt als höhere Pflanzen. Ihre Entdeckung brachte eine enorme Ausdehnung des Reiches der organischen Vielfalt mit sich.

Ein weiteres Neuland der Vielfalt entdeckte man in den Binnengewässern und Ozeanen. Schon Aristoteles war während seines Aufenthaltes auf Lesbos von den Lebensformen im Meer fasziniert gewesen. Dennoch nannte Linnaeus noch 1758 in seinem *Systema Naturae* mit Ausnahme einiger Fische, Mollusken und Korallen nur lächerlich wenig Meeresorganismen. Dank des Forscherdranges von Pallas, St. Müller und einer Reihe skandinavischer Forscher folgte bald Entdeckung auf Entdeckung. Aber auch hier ist das Ende der erfolgreichen Suche noch nicht in Sicht. Sars war der erste Wegbereiter der Erforschung der Tiefseefauna. Ihr galt die besondere Aufmerksamkeit der britischen Challenger-Expedition (1872–1876). Die Skandinavier, Holländer, Franzosen und Deutschen folgten mit ozeanographischen Expeditionen, und die Fachleute sind immer noch dabei, neue Funde zu beschreiben. Die Untersuchung des Lebens im Meer führte zur Entdeckung der marinen Parasiten. Meeresorganismen werden zum Teil von denselben höheren Taxa von Parasiten (Cestoden und Trematoden), heimgesucht wie die auf dem Land lebenden Organismen, andere Parasiten (Mesozoen, parasitische Ruderfüßer, Rhizocephala) sind auf die Meere beschränkt und haben sich dort reich entfaltet.

Das Mikroskop eröffnete die Welt der Organismen, die mit bloßem Auge nicht oder zumindest nicht gut sichtbar sind (Nordenskiöld, 1928). Die Verwendung einfacher Linsen zur Vergrößerung kleiner Objekte reicht vermutlich bis in die Antike zurück. Eine Kombination von Linsen, d. h. ein Mikroskop, wurde anscheinend zum ersten Mal von holländischen Linsenmachern im frühen 17. Jahrhundert konstruiert. Eine 1625 in Rom veröffentlichte Studie des Italieners Francisco Stelluti über die Biene (auf der Grundlage einer fünffachen Vergrößerung) war das erste Werk der biologischen Mikroskopie. Alle Arbeit am Mikroskop während der darauffolgenden zwei Jahrhunderte erfolgte an außerordentlich einfachen Instrumenten. Ein Großteil galt dem Studium von pflanzlichem Gewebe (Hooke, Grew, Malpighi) oder der Feinstruktur von Tieren, insbesondere In-

sekten (Malpighi, Swammerdam). Swammerdam entdeckte 1669 *Daphnia*, aber er beschrieb weder Einzelheiten, noch verfolgte er den Weg weiter, etwa durch die Erforschung anderer Planktonorganismen (Schierbeck, 1967; Nordenskiöld, 1928).

So wichtig die Rolle dieser Forscher für die Geschichte der Zytologie und der Tier- und Pflanzenmorphologie war, der Ruhm, mit Hilfe des Mikroskops die Grenzen der Vielfalt vorgeschoben zu haben, gebührt van Leeuwenhoek (Dobell, 1960). Mit einem wahrhaft erstaunlichen Instrument, einem Mikroskop mit nur einer einzigen Linse, erzielte er anscheinend bis 270-fache Vergrößerungen. In den Jahren 1674, 1675, 1676 und danach entdeckte von Leeuwenhoek die Fülle der Welt der Protisten (Protozoen und einzellige Algen) und anderer planktonischer Organismen (Rädertierchen, kleine Crustaceen usw.) im Wasser und legte damit das Fundament für mehrere der später erfolgreichsten Zweige der Biologie. Ja, er entdeckte und beschrieb sogar Bakterien. Seine Entdeckung der Infusorien (einzellige Tiere und Pflanzen) hatte einen gewaltigen Einfluß auf das Denken seiner Zeit und die Diskussion über die Urzeugung. Am wichtigsten aber bleibt: van Leeuwenhoek war der erste, der den Biologen das unermesslich weite Reich des mikroskopischen Lebens zum Bewußtsein brachte und damit die Gelehrten, die sich mit Fragen der Klassifikation befaßten, vor gänzlich neue Probleme stellte.

Erst 1838 legte Ehrenberg die erste umfassende Abhandlung über die Protozoen vor, doch da es zu jener Zeit noch keine Zelltheorie gab, betrachtete er sie als „vollkommene Organismen“, d. h. er nahm an, sie seien mit den gleichen Organen (Nerven, Muskeln, Eingeweide, Gonaden und so fort) ausgestattet wie höhere Organismen. C. T. von Siebold stellte im Jahre 1848 den Stamm der Protozoen auf und wies ihre einzellige Natur nach [5]. Rasche Fortschritte machte in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts auch die Erforschung aller Arten von planktonischen Tieren und Algen. Jede Verbesserung des Mikroskops brachte eine Erweiterung des Wissens mit sich, die Erfindung des Elektronenmikroskops in den dreißiger Jahren dieses Jahrhunderts machte schließlich die Erforschung der Morphologie von Viren möglich.

Bisher habe ich mich in meiner Darstellung darauf konzentriert zu beschreiben, wie die Forschung einen immer breiteren Zugang zur Vielfalt im Tierreich fand. Zugleich war jedoch auch in der Pflanzenforschung eine ähnliche Entwicklung im Gange. Bevor noch die Blütenpflanzen (Angiospermen) halbwegs gut beschrieben waren, hatten einige Botaniker sich bereits auf Kryptogamen (Farne, Moose, Flechten, Algen) und die reiche Welt der Pilze zu spezialisieren begonnen (Mägdefrau, 1973).

Fossilien

Aber das ist noch immer nicht alles! Der Vielfalt der heutigen lebendigen Welt steht in mindestens gleicher, wenn nicht größerer Fülle das Leben der vergangenen Zeitalter gegenüber, das nur in fossilem Zustand erhalten ist. Die höchsten Schätzwerte für die Zahl der rezenten Tiere und Pflanzen belaufen sich auf etwa 10 Millionen Arten. Das Leben auf der Erde begann vor etwa 3,5 Milliarden Jahren und seit mindestens 500 Millionen Jahren existiert eine reiche Tier- und Pflanzenwelt; wenn wir einen vernünftigen Umsatz in der Artenzusammensetzung der Tier- und Pflanzenwelt annehmen, so liegt die geschätzte Zahl von 1 Milliarde ausgestorbenen Arten vermutlich eher zu niedrig als zu hoch. In der Paläontologie geht die Zeit der großen Entdeckungen, etwa des *Archaeo-*

pteryx (eine Zwischenstufe zwischen Reptilien und Vögeln) und des *Ichthyostega* (Glieder zwischen Fischen und Amphibien), vielleicht ihrem Ende entgegen, aber selbst heute wird immer noch gelegentlich ein neuer Stamm fossiler Wirbelloser beschrieben, und für neue Ordnungen, Familien und Gattungen scheint kein Ende abzusehen zu sein.

Die Geschichte der Entdeckung fossiler Faunen und Floren ist alt, sie reicht bis in die Antike zurück (siehe auch Teil II) [6]. Herodot, Strabo, Plutarch und insbesondere Xenophanes erwähnen Fossilien von Meeresmollusken und hatten erkannt, daß sie durch das Zurückweichen des Meeres entstanden waren. Den versteinerten Säugetieren, Reptilien und Amphibien wandte sich die Aufmerksamkeit jedoch erst im 17. Jahrhundert zu; eine ständig wachsende Zahl von Funden wurde im 18. und 19. Jahrhundert gemacht. Wer hat nicht von den Freilegungen von Mastodonten, Dinosauriern, Ichthyosauriern, Pterodaktylen, Moas und anderen, häufig gigantischen, fossilen Wirbeltieren gehört?

Gleichzeitig wuchs auch der Wissensbestand in der Paläobotanik (Mägdefrau, 1973, S. 231–251). Die Schwierigkeiten auf diesem Gebiet sind groß, müssen doch Stämme, Blätter, Blüten, Pollen und Früchte (Samen) zusammenpassen. Dennoch ist die Zahl der bekannten Fossilien stetig angewachsen, und mit ihr unser Verständnis ihrer Verbreitung in Raum und Zeit. Die Erforschung fossiler Pollen war besonders bedeutungsvoll. Doch bleiben immer noch viele große Rätsel zu lösen, unter anderem das der Entstehung der Angiospermen (Doyle, 1978).

Bis zur Mitte unseres Jahrhunderts hatten die ältesten bekannten Fossilien (spätes Präkambrium) ein Alter von rund 625 Millionen Jahren. Seitdem haben Barghoorn, Cloud und Schopf mit der Entdeckung fossiler Prokaryonten in bis zu 3,5 Milliarden Jahre alten Gesteinen diese Grenze um etwa das 5-fache hinausgeschoben (Schopf, 1978).

Die Prokaryonten, ob rezent oder versteinert, stellen heute das faszinierendste Neuland der beschreibenden Systematik dar. Wie aus einem sorgfältigen Studium der Biochemie und Physiologie der Bakterien hervorgeht, sind sie weitaus stärker diversifiziert, als man zuvor angenommen hatte. Ja, Woese und seine Mitarbeiter haben vorgeschlagen, die Methanobakterien und ihre Verwandten in ein getrenntes Reich (Archaeobacteria) zu stellen und in ein weiteres jene Prokaryonten, die als Vorfahren der symbiotischen Organellen der Eukaryontenzellen gelten (Mitochondrien, Plastiden usw.). Die Erforschung der ribosomalen RNA und anderer Moleküle hat endlich Licht in die zuvor umstrittene Klassifizierung der Bakterien gebracht (Fox et al., 1980). So erstaunlich es auch ist, ständig wird in der Taxonomie, dem ältesten Zweig der Biologie, etwas Neues, häufig alarmierend Neues entdeckt: ein Beispiel ist die Wiederentdeckung von *Trichoplax*, des anscheinend primitivsten aller Metazoen (Grell, 1972).

Die Systematik, die Wissenschaft der Vielfalt

Bei einem Blick zurück auf die Geschichte der Erforschung der Mannigfaltigkeit, wird man unwillkürlich von Ehrfurcht erfüllt angesichts der überwältigenden Vielfalt der Natur in Raum (alle Kontinente), Zeit (seit 3,5 Milliarden Jahren bis heute), in der Größe (von Viren bis zu Walen), in Habitat (Luft, Land, Binnengewässer, Ozeane) und Lebensform (freilebend oder parasitär). Es ist nicht verwunderlich, daß der Mensch erst nach und nach den unglaublichen Reichtum des ihn umgebenden organischen Lebens ken-

nenlernte. In der Tat hatte er viele Gründe dafür, diese Fülle zu erforschen. Da war zunächst sein stets wacher Wissensdurst in bezug auf seine Umgebung und sein Wunsch, diese zu kennen und zu verstehen. Da war auch die praktische Notwendigkeit zu wissen, welche Tiere und Pflanzen ihm von Nutzen sein konnten, hauptsächlich als Nahrung und, im Falle der Pflanzen, auch als Heilmittel. Als man Linnaeus fragte, wofür das Studium der Vielfalt denn gut sei, antwortete er als frommer Anhänger der Lehre von der Wertschöpfung in seiner Abhandlung „Cui bono?“ mit den Worten: Alle geschaffenen Dinge müssen einem Zweck dienen. Einige Pflanzen dienen als Medizin, einige Lebewesen dienen dem Menschen zur Nahrung usw. Der Schöpfer in seiner Allwissenheit tat nichts Unnützes, sondern schuf jedes Ding zu einem besonderen Zweck oder zum Nutzen von jemand oder etwas. Unsere Aufgabe ist es, diese seine Absichten zu entdecken, und das ist der Zweck der Naturgeschichte.

Im 17. und 18. Jahrhundert hatte jedoch die Leidenschaft für das Studium der Natur noch einen anderen Grund. Bereits die Griechen hatten die Harmonie der Natur gepriesen: Die ganze Welt bildet einen *Kosmos*, ein Wort, dessen Bedeutung für die Griechen Schönheit und Ordnung einschloß. Ob man nun die Natur als das vollkommene Werk des Schöpfers ansieht oder sie, in der Interpretation von Seneca und den Pantheisten, mit Gott gleichsetzt, – viele gottesfürchtige Wissenschaftler wie John Ray, Isaac Newton und Carl Linnaeus waren davon überzeugt, daß fest verwurzelt in der Natur eine verborgene Ordnung und Harmonie existiere, die zu enträtseln und zu erklären ihre Aufgabe sei.

Die Gesetze der Physik betonten Universalität und Uniformität. Wären nur der Zufall und das blinde Wirken physikalischer Gesetze im Universum tätig, so argumentierten die Naturwissenschaftler des 17. und frühen 18. Jahrhunderts, so müßte man entweder eine homogene oder eine völlig chaotische Welt der Dinge vorfinden. Folglich kann die gutgefügte Vielfalt der Lebewesen, die man tatsächlich vorfindet, nur der Existenz eines Schöpfers zu verdanken sein. Newton drückte dies mit folgenden Worten aus: „Wir kennen ihn nur aus seiner höchst weisen und hervorragenden Planung von Dingen und Zweckursachen; wir bewundern ihn wegen seiner Vollkommenheit; aber wir verehren ihn und beten ihn an um seiner Herrschaft willen, denn wir beten ihn an als seine Diener, und ein Gott ohne Herrschaft, ohne weise Voraussicht und Zweckursachen ist nichts anderes als Schicksal und Natur. Die blinde metaphysische Notwendigkeit, die gewiß immer und überall die gleiche ist, könnte keine Vielfalt von Dingen erzeugen. All die den verschiedenen Zeiten und Orten angepaßte Vielgestaltigkeit der natürlichen Dinge, die wir vorfinden, konnte aus nichts anderem entstehen als aus den Gedanken und dem Willen eines Wesens, das notwendigerweise existiert.“ Die Erforschung der vollkommenen Harmonie der Natur und ihrer Mannigfaltigkeit war somit die beste Art der Gotteserfahrung. Sie wurde zu einem Bestandteil der Naturtheologie, der großen Mode des 18. und frühen 19. Jahrhunderts. Das Thema der Naturtheologie war nicht nur die Anpassung als Beweis für den Schöpfungsplan, sondern auch die Mannigfaltigkeit als solche. Niemand war sich dessen deutlicher bewußt als Louis Agassiz, der das natürliche System (wie er es in seinem *Essay on Classification* beschrieb) als den entscheidendsten Beweis für die Existenz Gottes ansah [7].

Die so gut wie unvorstellbare Fülle der Arten von Lebewesen bedeutete jedoch eine ernsthafte Herausforderung an den menschlichen Geist. Seit der wissenschaftlichen Revolution in der Mechanik und in der Physik war die abendländische Welt in der Suche nach Gesetzen befangen. Gerade dafür jedoch war kein Aspekt der Natur so unergiebig

wie die organische Vielfalt. Nur mit einer Methode konnte man hoffen, solche Gesetze zu entdecken: Man klassifizierte die Vielfalt und ordnete sie. Das erklärt, warum die Naturbeobachter im 17., 18. und 19. Jahrhundert davon besessen waren, zu klassifizieren. Das ermöglichte es, wenigstens einige Ordnung in die verwirrende Vielfalt zu bringen. Wie es nun einmal so geht, führte die Klassifikation schließlich tatsächlich zu dem gesuchten Gesetz: der Abstammung (durch Modifikation) von einem gemeinsamen Ahnen. So wichtig erschien im 18. Jahrhundert Zoologen und Botanikern dieser Ordnungsprozeß, daß sie Klassifikation nahezu mit Naturwissenschaft gleichsetzten.

Wie in allen anderen Zweigen der Wissenschaft waren auch unter den Praktikern der Taxonomie begabte wie auch weniger gute Leute. Einige dieser Spezialisten taten in ihrem ganzen Berufsleben nichts anderes als neue Arten zu beschreiben. In der Ära von Linnaeus, als die Taxonomie hoch angesehen war, erschien dies annehmbar. Zu jener Zeit war die Folge der Vorherrschaft der Systematik eine Vernachlässigung aller anderen zeitgenössischen biologischen Forschung, z. B. der Arbeit von Kölreuter. Aber schließlich erhob sich doch – und sehr zu recht – die Frage, ob sich eine derart rein deskriptive Tätigkeit tatsächlich als Wissenschaft qualifiziert, wenn sie weder eine Suche nach Gesetzen, noch den Versuch einschließt, zu Verallgemeinerungen zu gelangen? Die glänzenden Erfolge von Baer, Magendie, Claude Bernard, Schleiden, von Helmholtz und Virchow in anderen Zweigen der Biologie während der dreißiger bis fünfziger Jahre des 19. Jahrhunderts führten dazu, daß die Systematik rasch an Ansehen verlor. Allerdings erwachte sie nach 1859 zu neuem Leben, als Darwins Theorie von der Abstammung der Taxa von gemeinsamen Ahnen die erste nicht übernatürliche Erklärung für die Existenz höherer Taxa lieferte. Dieser neue intellektuelle Impuls war jedoch bald erschöpft, und die erregenden Fortschritte in der funktionalen Biologie im letzten Drittel des 19. Jahrhunderts ließen die Systematik erneut in den Hintergrund treten. Die Physiologen und Experimentalembryologen hielten sie für eine rein beschreibende Tätigkeit und der Aufmerksamkeit eines „wahren Naturwissenschaftlers“ unwürdig. Die Vertreter der exakten Wissenschaften wie auch die Experimentalbiologen waren sich darin einig, daß die Naturgeschichte eine Art Briefmarkensammeln sei. Ein führender Zoologe bemerkte anläßlich eines Besuches in der Universität Cambridge im späten 19. Jahrhundert: „Die Naturgeschichte wird so weit nur möglich entmutigt und von den zahllosen Mathematikern der verehrten Universität als müßige Zeitverschwendung betrachtet.“ Noch 1960 stellte ein wohlbekannter Physikhistoriker fest: „Die Taxonomie reizt jemanden, der sich mit der wissenschaftlichen Ideengeschichte befaßt, herzlich wenig.“

Diese Kritiker erkannten nicht, wie sehr das Studium der Vielfalt die Grundlage für die Forschung in weitesten Gebieten der Biologie bildet (Mayr, 1974b). Sie übersahen auch, was Naturgeschichte in den Händen von Aristoteles, Cuvier, Weismann oder Lorenz geworden war: einer der fruchtbarsten und schöpferischsten Zweige der Biologie. Baute nicht Darwins *Origin of Species* im wesentlichen auf naturgeschichtlichen Untersuchungen auf, und entwickelten sich nicht die Disziplinen der Ethologie und Ökologie aus der Naturgeschichte? Die Biologie wäre eine außerordentlich enge Wissenschaft, wollte man sie auf die experimentelle Forschung in Laboratorien beschränken und des Kontakts mit den ständig neuen, belebenden Erkenntnissen aus der Naturgeschichte berauben.

Bedauerlicherweise hat bisher noch niemand eine Geschichte des Einflusses der Naturgeschichte auf die Entwicklung der Biologie geschrieben. In D. E. Allens *The Naturalist in Britain* (1976) liegt allerdings eine ausgezeichnete Arbeit für das England des

19. Jahrhunderts vor. Stresemanns *Ornithologie* (1949) befaßt sich mit dem gleichen Thema, soweit es Vögel betrifft. In jeder Gruppe von Naturbeobachtern gibt es immer einige rührige und wißbegierige Geister, die tieferreichende Fragen stellen. Sie trugen die wertvollsten Schriften zu den Werken der Naturtheologie bei (beispielsweise Ray, Zorn und Kirby), sie gründeten naturgeschichtliche Zeitschriften und Gesellschaften und umrissen die grundlegenden Probleme, die schließlich zum Gegenstand einzelner Zweige der Biologie, der Evolutionsbiologie, Biogeographie, Ökologie und Verhaltensforschung werden sollten. Interessanterweise waren alle großen Pioniere auf diesem Gebiet Amateure – engagierte und enthusiastische Amateure. Die Naturgeschichte war der letzte Zweig der Biologie, der zu einem Beruf wurde. Erst heute weiß man zu würdigen, welchen großen Beitrag sie zur Begriffsbildung in der Biologie geleistet hat.

Es fehlt nicht an sogenannten Geschichten der Taxonomie, aber fast ohne Ausnahme sind sie lediglich Geschichten von Klassifikationen. Sie verzeichnen die schrittweisen Verbesserungen (ebenso wie die gelegentlichen Rückschläge) der konkreten Klassifikationen von Tier- und Pflanzengruppen, wie sie von Aristoteles, Theophrastos und Dioskurides über Adanson, Linnaeus, Pallas, Cuvier, Lamarck, de Jussieu, Lindley, Hooker, Engler, Ehrenberg, Leuckart, Haeckel, bis zu Huxley und vielen anderen vorgeschlagen worden sind. Historiker dieser Art zeigen, daß aufgrund des unermüdlichen Bemühens, Gattungen, Familien und Ordnungen umzugruppieren, die Aufstellung mehr und mehr homogener Gruppierungen gelungen ist, die die Abstammung von gemeinsamen Vorfahren und den Grad der evolutiven Abweichung erkennen lassen. Es ist eine faszinierende Geschichte von Versuch und Irrtum [8].

Da in dieser Art von Literatur der Schwerpunkt auf der Klassifikation liegt, setzt sie sich nicht mit der Geschichte der wechselnden Ideen und Begriffe des Fachgebietes auseinander. Die zwei wichtigsten Aspekte der Geschichte der Systematik wie auch der Geschichte der Evolutionsbiologie, sind: 1. Sie ist eher eine Geschichte der Begriffe als der Fakten; 2. vom Anfang des 18. Jahrhunderts bis heute, also in etwa 250 Jahren, gab es konkurrierende, wenn nicht sogar sich widersprechende Begriffe und Interpretationen nebeneinander. Die auseinanderklaffende Uneinheitlichkeit der Begriffsbildung in der Taxonomie ist zum Teil dadurch bedingt, daß in der Taxonomie jede Gruppe von Organismen eine andere Tradition hat. Das gilt nicht nur für Bakterien, Pflanzen und Tiere, sondern sogar für verschiedene Gruppen von Pflanzen, Insekten oder Wirbellosen. Neue Begriffe (wie Klassifikation nach multiplen Merkmalen, polytypische Arten, Zwilingsarten – sibling species – im Gegensatz zu biologischen Rassen) wurden in der Taxonomie der verschiedenen höheren Taxa zu sehr unterschiedlichen Zeiten akzeptiert.

Der erste Eindruck von der Geschichte der Systematik ist der eines unaufhörlichen Ringens mit denselben alten Problemen, mit Fragen wie etwa: Was ist eine Art? Was ist Verwandtschaft? Wie grenzt man höhere Taxa am besten ab? Wie gruppiert man Arten zu höheren Taxa? Welches sind die zuverlässigsten Merkmale? Welche Prinzipien sind bei der Einordnung von Taxa in höhere Kategorien zugrunde zu legen? Welche Funktion hat die Klassifikation? Und so weiter.

Die Geschichte der Systematik entspricht offensichtlich nicht im geringsten der Vorstellung vom Fortschritt der Wissenschaft, wie ihn Thomas Kuhn in seiner Theorie der wissenschaftlichen Revolutionen beschrieben hat. Nicht einmal die Darwinsche Revolution 1859 hatte einen entscheidenden Wandel in der Systematik zur Folge, wie man es hätte erwarten können. Die Gründe für diesen Sachverhalt sollen im folgenden dargestellt werden. Zugleich wird diese Darstellung zeigen, daß die Systematik, ihre Begriffe

und Vorstellungen, in den letzten dreihundert Jahren keineswegs völlig stagniert haben. Begriffe haben gewechselt und sind geklärt worden, was sich am besten anhand der Veränderungen in der Verwendung und Bedeutung einiger häufig verwendeter Termini in den verschiedenen Epochen und in den Schriften der verschiedenen Autoren erläutern läßt [9].

Wie sollte sich eine wirklich einheitliche Theorie der Systematik entwickeln können, solange der Ausdruck „Verwandschaft“ sowohl für bloße Ähnlichkeit als auch für genetische Verwandschaft benutzt wurde, solange man mit dem Ausdruck „Varietät“ ebenso geographisch abgegrenzte Populationen wie innerhalb der Population auftretende Varianten (Individuen) meinte, solange der Terminus „Spezies, Art“ sowohl für morphologisch verschiedene Individuen als auch für fortpflanzungsmäßig isolierte Populationen benutzt wurde und der Ausdruck „Klassifikation“ ebenso Identifikationssysteme (z. B. Bestimmungstabellen) wie echte Klassifizierungen bezeichnete? Das Wort „natürliches System“ hatte in verschiedenen Epochen unterschiedliche Bedeutungen, und Ausdrücke, wie „Kategorie“, wurden häufig von ein und demselben Autor zur Bezeichnung verschiedener Begriffe gebraucht. Die meisten Verfasser, die denselben Ausdruck (z. B. „Kategorie“ oder „Varietät“) in sehr verschiedener Bedeutung benutzten, waren sich dieser Tatsache nicht bewußt. Man kann wohl mit Recht sagen, daß die letzten vierzig Jahre größere Fortschritte in der Klärung taxonomischer Begriffe gebracht haben, als die zweihundert Jahre zuvor.

Die Struktur der Systematik

Betrachtet man den Elefanten, die Giraffe, den Kaiserpinguin, den Schwalbenschwanz-Schmetterling, die Eiche und einen Pilz, so ist der erste überwältigende Eindruck vermutlich, jedes sei von ihnen ganz einzigartig. Wäre diese Vielfalt wirklich völlig chaotisch, so ließe sie sich nicht studieren. Es gibt jedoch Regelmäßigkeiten und – mehr als das – sie lassen sich erklären; das haben Darwin und viele andere gezeigt. Außer Zufallsfaktoren gibt es bestimmbar Ursachen für das Entstehen der Vielfalt. Somit ist es legitim, eine Wissenschaft namens Systematik gelten zu lassen, deren Gegenstand die Vielfalt ist. Simpson (1961) gibt folgende Definition: „Die Systematik ist die wissenschaftliche Untersuchung der Arten und Mannigfaltigkeit von Organismen sowie aller Beziehungen und Verwandschaften zwischen ihnen.“ Wie Simpson weiter ausführt, „ist [die Systematik] der elementarste und zugleich umfassendste Teil [der Biologie]; der elementarste, da man über [Organismen] nicht diskutieren oder sie wissenschaftlich abhandeln kann, solange sie nicht taxonomisch eingeordnet sind; und der umfassendste, da [die Systematik] in ihren verschiedenen Zweigen alles sammelt, benutzt, zusammenfaßt und anwendet, was über [Organismen] bekannt ist, sei es über ihre Morphologie, Physiologie, Psychologie oder Ökologie.“

Da die Systematik ein solch immens großes Gebiet umfaßt, muß man versuchen, sie zu unterteilen. Die Geschichte dieses Gebiets wird am leichtesten verständlich, wenn man zwei taxonomische Untergebiete unterscheidet: (1) die *Mikrotaxonomie*, die sich mit den Methoden und Prinzipien befaßt, anhand derer Arten („Spezies“) von Organismen erkannt und abgegrenzt werden, und (2) die *Makrotaxonomie*, die sich mit den Methoden und Prinzipien beschäftigt, mit deren Hilfe Typen von Organismen klassifiziert, d. h. in Form von Klassen eingestuft werden. Die *Taxonomie* als Ganzes wird dann (etwas enger als die Systematik) als „die Theorie und Praxis der Abgrenzung von Organismen und ihrer Klassifikation“ definiert (Simpson, 1961 a; Mayr, 1969).

4 Makrotaxonomie, die Wissenschaft der Klassifikation

Klassifikationen sind überall dort notwendig, wo man es mit Vielfalt zu tun hat. So gibt es Klassifikationen von Sprachen, von Gütern in Produktions- oder Marktsystemen, von Büchern in einer Bücherei oder von Tieren und Pflanzen in der Natur. Das Verfahren des Klassifizierens besteht in all diesen Fällen darin, daß man einzelne Objekte in Kategorien oder Klassen gruppiert. Über dieses grundlegende Vorgehen besteht keine Uneinigkeit, jedoch war jahrhundertlang umstritten, wie dies am besten zu tun sei, welche Kriterien bei diesem Einordnen anzulegen seien und welches letztlich der Zweck einer Klassifikation sei. Es ist die Aufgabe der Geschichte der Makrotaxonomie, die unterschiedlichen und häufig wechselnden Antworten auf diese Fragen darzustellen und zu erörtern.

Zuvor sind jedoch einige Begriffe kritisch unter die Lupe zu nehmen, die in der Geschichte der Taxonomie häufig verwechselt worden sind.

Identifikation kontra Klassifikation

Identifikationssysteme sind *keine* Klassifikationen. Zur Bestimmung bedient man sich deduktiver Verfahren. Ihr Zweck ist die Einordnung eines untersuchten Individuums in eine der Klassen einer bereits bestehenden Klassifikation. Gelingt dies, so hat man das Exemplar „identifiziert“. Zur Identifikation genügen wenige Merkmale, aufgrund derer das Exemplar in die eine oder andere Alternative eines Bestimmungsschlüssels verwiesen wird (Mayr, 1969. S.4, 66, 112–115). Im Gegensatz dazu werden bei der Klassifikation, wie man sie heute versteht, Populationen und Taxa in Gruppen gesammelt, und diese wiederum in immer größeren Gruppen; bei diesem Verfahren bedient man sich einer großen Zahl von Merkmalen.

Für die Beurteilung von Klassifikationen, die einem bestimmten Zweck dienen sollen, zum Beispiel „Klassifikationen“ von Heilkräutern nach ihren heilenden Eigenschaften, ist entscheidend, daß man den Unterschied zwischen Klassifikations- und Identifikationssystemen verstanden hat. In der Tat sind solche „Klassifikationen“ nichts anderes als Bestimmungsschlüssel, jedenfalls scheint es dem modernen Taxonomen so. Als der griechische Arzt Dioskurides Pflanzen nach ihren heilenden Eigenschaften ordnete, wollte er sicherstellen, daß jeweils die richtige Art zu ihrem spezifischen medizinischen Zweck verwendet würde. Da fast bis zu unserer Zeit die meisten Arzneien aus Pflanzen gewonnen wurden, dienten die Arzneibücher gleichzeitig als Handbücher zur Pflanzenbestimmung.

Einige dieser Klassifikationen für bestimmte Zwecke sind allerdings keine Bestimmungsschlüssel, sondern dienen dem Zweck, der in ihrem Namen angegeben ist. Dies ist zum Beispiel der Fall, wenn in der ökologischen Literatur Pflanzen nach Wachstumsform oder Standort klassifiziert werden. Die Brauchbarkeit derartiger Klassifikationen ist sehr begrenzt. Bis zum 16. Jahrhundert wurden nahezu alle Bemühungen um „Klassifikation“ unter diesem Gesichtspunkt der Nützlichkeit vorgenommen. Wenn man sich mit Klassifikationen befaßt, muß man sich daher über das Ziel einer Klassifikation im klaren sein.

Die Funktionen von Klassifikationen

Philosophen wie Taxonomen haben fast von Anfang an erkannt, daß die Klassifikationen einem zweifachen Zweck dienen, einem praktischen und einem generellen (das heißt, einem wissenschaftlichen oder einem metaphysischen). Über das Wesen dieser beiden Zielsetzungen hat es jedoch erhebliche Meinungsverschiedenheiten gegeben. Die frühen Autoren sahen den praktischen Zweck der Klassifikation vor allem in ihrer Funktion als Bestimmungsschlüssel. In jüngerer Zeit wird als praktischer Zweck am häufigsten hervorgehoben, daß eine Klassifikation als Index für ein Informations- und Wiederabrufsystem dienen solle. Um diesen Zweck am besten zu erfüllen, sollte eine Klassifikation aus Klassen von Objekten bestehen, die die größte Zahl gemeinsamer Eigenschaften aufweisen. Eine solche Klassifikation ist automatisch der Schlüssel für die in ihr gespeicherte Information. Ein leichter Informationsabruf ist in der Regel der wichtigste, oder sogar der einzige Zweck der Klassifikation von Posten wie Büchern in einer Bücherei oder den meisten anderen unbelebten Gegenständen; sie werden nach mehr oder weniger willkürlichen Kriterien geordnet. Im Gegensatz dazu unterliegen die Klassifikationen von Objekten, die durch Kausalität (wie etwa Krankheiten) oder durch Ursprung (wie bei der biologischen Klassifikation) miteinander verbunden sind, erheblichen Einschränkungen, haben aber die wertvolle Eigenschaft, als Grundlage für weitreichende Verallgemeinerungen dienen zu können.

Was die generelle Bedeutung der biologischen Klassifikation betrifft, so hat sich im Lauf der Zeit vieles verändert. Für Aristoteles spiegelte die biologische Klassifikation die Harmonie der Natur wider, insbesondere soweit sie sich in der *scala naturae* manifestierte. Für die Naturtheologen zeigte die Klassifikation den Schöpfungsplan des Baumeisters dieser Welt; das hat Louis Agassiz (1857) deutlich gemacht. Das natürliche System ist Ausdruck dieses Plans. Nachdem Darwin die Theorie der gemeinsamen Abstammung aufgestellt hatte, wurde die metaphysische Interpretation der Klassifikation durch eine wissenschaftliche ersetzt. Da die Beobachtungen in allen vergleichenden Zweigen der Biologie mit Hilfe des (jetzt unter dem Blickwinkel der Evolution definierten) „natürlichen Systems“ organisiert waren, wurde das Abgrenzen von Taxa und Aufstellen einer Hierarchie höherer Taxa, die die größtmögliche Zahl gültiger Verallgemeinerungen erlaubte, zur primären Funktion der Klassifikation. Dabei ging man von der Annahme aus, daß die Vertreter eines Taxon, da sie als Nachkommen eines gemeinsamen Vorfahren ein gemeinsames Erbe besitzen, mehr Eigenschaften miteinander gemeinsam haben als mit anderen nicht auf diese Weise verwandten Arten. Evolutionäre Klassifikationen besitzen daher bei allen vergleichenden Studien einen erheblichen heuristischen Wert. Sie sind entweder an zusätzlichen Merkmalen oder im Vergleich zu anderen Taxa überprüfbar (Warburton, 1967).

Die Existenz dieser zwei verschiedenartigen Ziele (praktisch und generell) der biologischen Klassifikation hat zu Kontroversen geführt. Zum Beispiel wurde die Frage aufgeworfen, ob das Ziel der Informationswiedergewinnung mit dem der Verallgemeinerung vereinbar ist. Welches ist die Natur der konkretisierten Verallgemeinerungen? Kann man sie als Theorie betrachten?

Diese kurze Auflistung der Probleme im Zusammenhang mit den verschiedenen Funktionen der Klassifikation möge die Aufmerksamkeit des Lesers schärfen, wenn er den historischen Wandlungen in der Einstellung zu diesen Problemen nachspürt.

Aristoteles

Die Geschichte der Taxonomie beginnt mit Aristoteles (384–322 v. Chr.). Obwohl anscheinend bereits vor ihm viel über Tiere und Pflanzen bekannt war, enthalten die wenigen frühen Schriften, die uns überliefert sind, keine Klassifikationen. Soweit es um faktisches Wissen geht, hat Aristoteles offensichtlich in sein Werk alles aufgenommen, was er von seinen Vorgängern erfahren konnte, das meiste vermutlich von der Schule des Hippokrates. Doch die liebevolle Sorgfalt, mit der Aristoteles Meerestiere in allen Einzelheiten beschreibt, läßt darauf schließen, daß es sich bei einem großen Teil seiner Aussagen um Originalinformation handelt, oder zumindest, daß diese von ihm persönlich von Fischern und ähnlichen „volkstümlichen“ Quellen übernommen wurde. Man nimmt an, daß er sich während seiner Jahre auf Lesbos intensiv mit naturgeschichtlichen Studien befaßte. Sein Hauptwerk der beschreibenden Zoologie ist die *Historia Animalium*, aber zahlreiche Aussagen, die für die Systematik von Bedeutung sind, finden sich auch in *De Partibus*, *De Generatione* und in anderen Schriften.

Seit alters her wird Aristoteles als der Vater der Wissenschaft von der Klassifikation gefeiert, und doch hat seit der Renaissance bis heute große Unsicherheit und viel Uneinigkeit darüber bestanden, welche Klassifikationsprinzipien er wirklich benutzt habe [1]. Zum Teil scheint dies daran zu liegen, daß Aristoteles in seinen früheren Schriften (in denen er die Prinzipien seiner Logik entwickelte) andere Methoden vorschlug als in seinen späteren biologischen Schriften, zum anderen an seiner Überzeugung, daß die Methode der Definition durch logische Zweiteilung keine leidlich vollständige Beschreibung und Kennzeichnung von Tiergruppen ergeben könne.

Die Methode der aristotelischen Logik läßt sich am besten am Beispiel eines bekannten Gesellschaftsspiels erläutern, bei dem jemand aufgefordert wird, einen Gegenstand zu raten, den die anderen in seiner Abwesenheit ausgewählt haben. Seine erste Frage lautet vielleicht: „Ist es lebendig?“ Damit unterteilt er alle vorstellbaren Objekte in zwei Klassen: Lebewesen und unbelebte Gegenstände. Ist die Antwort ja, so fragt er etwa: „Ist es ein Tier?“ und unterteilt damit die Klasse der Lebewesen wieder in zwei Klassen, Tiere und Nicht-Tiere. Eine Fortsetzung dieses Verfahrens, bei dem die verbleibende Klasse von Objekten immer wieder in zwei Teile unterteilt wird (dichotome Unterteilung), führt früher oder später zur richtigen Antwort.

In der aristotelischen Logik wird die größte beobachtete Klasse, das *sumмум genus* (z. B. Pflanzen) durch einen deduktiven Prozeß in zwei (oder mehr) untergeordnete Unterklassen aufgeteilt, die als „species“ bezeichnet werden. Jede „species“ wird auf der nächst niedrigeren Teilungsstufe ihrerseits wieder zu einem „genus“, das wiederum in „species“ unterteilt wird. Dieser Vorgang wird solange wiederholt, bis die niedrigste

Gruppe von „species“ nicht mehr unterteilbar ist. Die „species“ des Logikers braucht natürlich nichts mit der biologischen Art zu tun zu haben, wenngleich das Resultat des letzten Schritts bei der Unterteilung einer Klasse von Organismen in der Tat eine biologische Spezies, eine Art, sein kann. Die Klassifikation durch logische Unterteilung ist eine Abwärtsklassifikation. Sie ist ebenso auf unbelebte Gegenstände wie auf Organismen anwendbar (Möbel lassen sich in Stühle, Tische, Betten usw. unterteilen).

Spätere Autoren haben sich dadurch verwirren lassen, daß Aristoteles bei der Beschreibung seiner logischen Methode als Beispiel Unterteilungskriterien heranzog, die sich auf Tiere bezogen, wie „behaart oder nicht behaart“, „mit Blut oder ohne Blut“, „Vierfüßer oder nicht“. Aber er klassifizierte die Tiere *nicht* mit der Methode der logischen Aufteilung; dies geht aus der Tatsache hervor, daß Aristoteles' System der Tiere keine komplizierte Hierarchie ist [2], und noch deutlicher daraus, daß er sich sehr konkret über die dichotome Aufteilung als Klassifizierungsprinzip lustig macht (*De partibus animalium* 642b5-644a11) und beträchtliche Anstrengungen unternimmt zu zeigen, warum sie nicht funktionieren würde. Ungeachtet der Ablehnung durch Aristoteles war die logische Zweiteilung von der Renaissance (Cesalpino) bis hin zu Linnaeus (siehe unten) die bevorzugte Methode der biologischen Klassifikation. Entgegen den Darstellungen in einem Großteil der historischen Literatur ist es jedoch nicht gerechtfertigt, diese Klassifikationsmethode als aristotelisch zu bezeichnen.

Wie ging Aristoteles dann aber bei der Klassifikation der Formenvielfalt der Tiere tatsächlich vor? Er tat dies auf sehr moderne Weise, indem er aufgrund genauer Prüfung Gruppen bildete: „Man soll aber versuchen, die Tiere nach Gattungen einzuteilen, worin die gebräuchlichen Namen den Weg weisen ... Jede dieser Gattungen zerfällt weiter nach vielen Merkmalen, nicht in Zweiteilung“ (643b9-14). „In der Regel sind die Gattungen abgegrenzt nach der Form der Glieder oder des ganzen Körpers“ (644b7-9). Erst nach Aufstellen der Gruppen griff Aristoteles einige geeignete unterscheidende Merkmale heraus. Diesem dem gesunden Menschenverstand folgenden phänetischen Ansatz stülpte er ein System der Merkmalsbewertung über, d.h. er gewichtete die Eigenschaften, anhand derer er die Gruppen kennzeichnete und in einer Art Reihenfolge anordnete. Diese Anordnung ist der Aspekt der aristotelischen Taxonomie, der für den modernen Wissenschaftler am schwersten zu verstehen ist. Wie man weiß, war Aristoteles von der Bedeutung der vier Elemente Feuer, Wasser, Erde und Luft stark beeindruckt, und so waren die Attribute heiß (im Gegensatz zu kalt) oder feucht (gegenüber trocken) für ihn von entscheidender Wichtigkeit. Heiß stand über kalt und feucht über trocken. Das Blut, das sowohl warm als auch feucht ist, wurde somit ein besonders wichtiges Merkmal. Aristoteles besaß demnach eine Wertskala für physiologische Funktionen, wie sie für verschiedene Arten von Tieren charakteristisch zu sein schienen. Wärmere, feuchtere Kreaturen waren seiner Ansicht nach vernunftbegabt, wohingegen kältere, trockenere Lebewesen weniger lebensnotwendige Wärme besaßen und ihnen der höhere Typ von „Seele“ fehlte. Überlegungen dieser Art sagten besonders den Aristotelikern der Renaissance zu und veranlaßten sie, taxonomischen Merkmalen aufgrund ihrer vermuteten physiologischen Bedeutung konkrete Rangordnungen zuzuteilen.

Dies muß man im Auge behalten, wenn man verstehen will, warum die Klassifikationen des Aristoteles weder als Bestimmungssysteme, noch als rein phänetische Schemata gemeint waren. Aristoteles erkannte bestimmte Gruppen in erster Linie zu dem Zweck an, seine physiologischen Theorien zu erläutern und die Information über Fortpflanzung, Lebenszyklus (Perfektionsgrade der Nachkommen) und Lebensraum (Luft, Land,

Wasser) in ein System eingliedern zu können. Für ihn war es daher völlig legitim, die im Wasser lebenden Wale von den auf dem Lande lebenden Säugetieren und die weichen, freischwimmenden Tintenfische von den im Wasser und auf dem Land lebenden hartschaligen Mollusken zu trennen. Im Ganzen waren die höheren Tiertaxa des Aristoteles, abgesehen von einigen nicht zueinanderpassenden Kombinationen und nicht klassifizierten Resten, eindeutig denen des hauptsächlich an Pflanzen interessierten Linnaeus überlegen.

In den zoologischen Schriften des Aristoteles fallen drei Dinge besonders auf. Erstens war Aristoteles' Interesse an der organismischen Vielfalt der Welt ungeheuer groß. Zweitens gibt es keinerlei Hinweis darauf, daß er ein besonderes Interesse daran gehabt hätte, die Tierwelt zu klassifizieren; nirgends ordnete er die von ihm erkannten neun höheren Taxa in tabellarischer Form an. Und schließlich, um es noch einmal zu sagen: welche Klassifikation auch immer er gehabt haben mag, sie war nicht das Ergebnis logischer Zweiteilung. Es ist bemerkenswert, wie wenig von Aristoteles' Prinzipien der Logik in der *Historia animalium* zum Ausdruck kommt. Man hat bei diesem Werk weit eher den Eindruck eines empirischen, nahezu pragmatischen Ansatzes als den deduktiver Logik.

Aristoteles wollte lediglich auf wirksame Weise mitteilen, was er über Tiere wußte, damit „man sich zunächst mit den Merkmalen und den allgemeinen Eigenschaften befreundet“ (491a8). Der rascheste Weg zu seinem Ziel war der Vergleich. In der Tat stützt sich das ganze Buch auf Vergleiche: Vergleiche der Strukturen (vergleichende Anatomie), der Fortpflanzungsbiologie und des Verhaltens (Tierpsychologie). Zur Erleichterung dieses Verfahrens unterteilte er die von ihm genannten 580 Tiersorten in Kollektivgruppen wie Vögel und Fische, wobei er oft Tiergruppen benutzte, die ebenso alt sind wie die griechische Sprache.

Seine Einteilung aller Tiere in solche „mit Blut“ und „ohne Blut“ blieb erhalten, bis Lamarck diesen Gruppen die neuen Namen „Wirbeltiere“ und „Wirbellose“ gab. Bei den Bluttieren erkannte Aristoteles Vögel und Fische als getrennte Gattungen, doch bereiteten ihm die verbleibenden Tiere Schwierigkeiten. Indem er Lebendgebären gegenüber Legen und Ausbrüten von Eiern als wichtiges Schlüsselmerkmal annahm, unterschied er zwischen den Tieren mit Haarkleid (die wir heute als Säugetiere bezeichnen) und den kaltblütigen, eierlegenden Tieren (Reptilien und Amphibien). Deutlich trennte er die Wale sowohl von den Fischen als auch von den Landsäugetieren. Die verschiedenen Sorten fliegender Tiere trennte er recht weit voneinander: Vögel als Tiere mit gefiederten Flügeln, Fledermäuse mit lederartigen Flügeln, und Insekten mit membranartigen Flügeln. Doch bei den Wirbellosen umfassen seine Schaltiere solch heterogene Elemente wie Rankenfußkrebse, Seeigel, Schnecken und Muscheln.

Aristoteles vermittelte eine Fülle von Beobachtungen über strukturelle Unterschiede zwischen verschiedenen Tiergruppen, wobei er besonders Unterschiede in den Verdauungs- und Fortpflanzungssystemen hervorhob. Doch scheint er mindestens ebenso stark an der Ökologie der Tiere (ihrem Habitat und ihrer Lebensweise), ihrer Fortpflanzungsbiologie und ihrem Temperament interessiert gewesen zu sein: „Die Unterschiede der Tiere liegen ebenso in ihrer Lebensweise und ihren Betätigungen und Gewohnheiten, wie in ihren Körperteilen“ (487a11-12), insbesondere im Zusammenhang mit den Grundelementen Wasser, Luft und Erde. Es besteht heute kein Zweifel daran, daß es Aristoteles nicht darum ging, eine Klassifikation der Tiere zu erstellen, die zu deren Identifikation benutzt werden könnte.

Welche Bedeutung hatte Aristoteles dann aber in der Geschichte der Systematik? Vielleicht sein wichtigster Beitrag lag darin, daß er, ein hervorragender Philosoph, derart starken Anteil an Tieren und ihren Eigenschaften nahm. Dies erleichterte in hohem Maße das Wiederaufleben der Zoologie im späten Mittelalter und in der Renaissance. Ob in bezug auf Struktur, Ernährungsgewohnheiten, Verhalten oder Fortpflanzung, überall stellte Aristoteles signifikante Fragen, die das Studium der Tiere zu einer Wissenschaft machten. Darüber hinaus legte er das Fundament für die spätere Unterteilung der Biologie in Morphologie, Systematik, Physiologie, Embryologie und Ethologie, und gab in seinen Schriften Anweisungen, wie ein Forscher vorzugehen habe. Seine Unterscheidung von individuellen Arten (Spezies) und Kollektivgruppen (Genera) war der Ausgangspunkt für die scharfsinnigeren und komplizierteren Klassifikationen späterer Zeiten.

Heutzutage gilt Aristoteles nicht mehr lediglich als einer der Väter der Scholastik, sondern auch als philosophierender Biologe; viele Aspekte seines Werks erscheinen daher in gänzlich neuem Licht. Eine moderne Analyse von Aristoteles' taxonomischer Begriffsstruktur steht jedoch immer noch aus [3].

Stark verallgemeinernd kann man wahrscheinlich sagen, daß das Niveau der Naturgeschichte nach Aristoteles' Tod stetig sank. Plinius und Aelian waren eifrige Kompilatoren, die recht unkritisch gute Naturgeschichte und mythologische Fabelwesen nebeneinanderstellten [4]. In der Folgezeit schrieb man über Tiere nicht mehr, weil man mitteilen wollte, was man über sie wußte, sondern um zu moralisieren; sie wurden zu Symbolen. Wollte man über den Fleiß moralisieren, so berichtete man von der Ameise; ging es um Mut, so nannte man den Löwen. Mit der Ausbreitung des Christentums fanden Tiergeschichten häufig Eingang in religiöse Traktate. Tiere wurden zu Symbolen für bestimmte Ideen im christlichen Dogma, und in Gemälden und Kunstwerken entsprechend dargestellt. Man könnte beinahe sagen, daß das Studium der Tiere zu einem rein geistigen oder ästhetischen Geschäft wurde, das mit Naturgeschichte nahezu nichts mehr zu tun hatte. In großen Zügen traf dies zumindest für die mehr als tausendjährige Zeitspanne von Plinius (gest. 79 v. Chr.) bis zum 15. Jahrhundert zu (Stannard, 1979). Das Werk Friedrichs des Zweiten, *De arte venandi cum avibus* (1250), und die Schriften von Albertus Magnus (etwa 1200–1280) waren für ihre Zeit Ausnahmen.

In den darauffolgenden Jahrhunderten trat mit neuen Entwicklungen ein rascher Wandel ein. Eine dieser Entwicklungen war die Wiederentdeckung der biologischen Schriften des Aristoteles, die nunmehr in neuen Übersetzungen zugänglich gemacht wurden. Eine andere die allgemeine Verbesserung des Lebensstandards, die auch eine stärkere Betonung der ärztlichen Kunst und damit ein größeres Interesse an Heilkräutern zur Folge hatte. Schließlich bildete sich gegen Ende des Mittelalters eine Art Zurück-zur-Natur-Bewegung heraus, ein Wegstreben von der ausschließlichen Betonung des geistigen Lebens. Seit Hildegard von Bingen (1098–1179) und Albertus Magnus widmeten sich offenkundig mehr und mehr Menschen der Betrachtung lebender Pflanzen und Tiere in der freien Natur – mehr noch, sie schrieben über sie und – was am wichtigsten war – als schließlich die Buchdruckerkunst aufkam, druckten sie Bücher über sie. Doch es war ein langsamer und allmählicher Prozeß. Die enzyklopädische Tradition des Plinius, jenes großen und unkritischen Kompilators, bestand bis zur Zeit von Gesner und Aldrovandi fort. Inzwischen jedoch, d. h. während des 16. Jahrhunderts, waren es die Ärzte, die Naturbücher verfaßten.

Die Klassifikation der Pflanzen in der Antike und zur Zeit der Verfasser der Kräuterbücher

Aristoteles schrieb auch über Pflanzen, aber seine Schriften sind verlorengegangen. Daher beginnt die Geschichte der Botanik mit den Werken seines Schülers Theophrastos (371–287 v. Chr.). So wichtig der Beitrag des Theophrastos zur Pflanzenmorphologie und Pflanzenbiologie auch ist, er besaß kein formales Klassifikationssystem. Das Hauptkriterium der Unterteilung war für ihn die Wachstumsform (Bäume, Sträucher, kleine Sträucher und Kräuter), aber er benutzte auch andere Kriterien wie Vorhandensein von Dornen oder nicht, Anbau durch den Menschen, und so weiter. Offenbar übernahm er viele seiner Gruppierungen aus dem Volkstum, mit dem Ergebnis, daß einige von ihnen völlig natürlich sind (Eichen, Weiden), wohingegen andere taxonomisch gesehen recht künstlich erscheinen, wie „Daphne“, ein Konglomerat von Pflanzen mit immergrünen Blättern.

Für die unmittelbare Geschichte der Botanik weitaus wichtiger war Dioskurides (etwa 60 n. Chr.). Als griechischer Arzt im Dienste des römischen Heeres war er weit gereist und hatte sich ein enormes Wissen über für den Menschen nützliche Pflanzen angeeignet. Seine *Materia medica* enthält die Beschreibung von zwischen 500 und 600 Pflanzen, die entweder in der Medizin Verwendung finden oder Gewürze, Öle, Harze oder Früchte liefern. Die Anordnung der Pflanzen in seinen fünf Büchern richtet sich hauptsächlich nach ihrer praktischen Anwendung (Arzneiurzel, Gewürzkräuter, Parfüms, etc.). Trotzdem stehen in seinen Listen häufig verwandte Pflanzen beieinander; beispielsweise nennt er die meisten der von ihm erkannten 22 Arten von *Labiatae* oder 36 Arten von *Umbelliferae* nacheinander. In der Tat kritisierte er die von einigen früheren Autoren angewandte alphabetische Ordnung mit der Begründung, dadurch würden verwandte Pflanzen, die ähnliche Eigenschaften besitzen, voneinander getrennt. Die große Bedeutung von Dioskurides liegt darin, daß sein Werk *Materia medica* während anderthalb Jahrtausenden der führende botanische Text überhaupt war (Mägdefrau, 1973, S. 19–21). Dioskurides galt als die oberste Autorität in allen Dingen, die mit Pflanzen zu tun hatten, insbesondere mit ihren medizinischen Eigenschaften. Doch wurde auch diese Tradition, wie schon im Fall von Galens Anatomie, zunehmend zu reinem Buchwissen, d. h. sie entfernte sich immer mehr von der Natur und den tatsächlichen Organismen.

Vom 13. Jahrhundert an erschien jedoch eine Reihe von Kräuterbüchern, in denen eine Rückkehr zur eigentlichen Naturbeobachtung spürbar ist, und dieser Trend beschleunigte sich noch erheblich, nachdem die Buchdruckerkunst erfunden worden war. Eine lateinische Übersetzung von Dioskurides erschien 1478, eine von Theophrastos 1483, und viele handgeschriebene Kräuterbücher aus früheren Jahrhunderten wurden zu jener Zeit zum ersten Mal gedruckt [5]. Das wachsende Interesse an der Identifikation von Pflanzen, die Entdeckung reicher Lokalfloren – Arten, die Dioskurides unbekannt gewesen waren – wie auch die Suche nach neuen medizinischen Eigenschaften bei neu entdeckten Pflanzen führte zur Gründung von Lehrstühlen der Botanik an den europäischen medizinischen Fakultäten, deren erster 1533 in Padua eingerichtet wurde.

Mit der Arbeit der „Deutschen Väter der Pflanzenkunde“, Brunfels (1488–1534), Bock (1489–1554) und Fuchs (1501–1566), setzte eine neue Ära ein. Diese Naturforscher kennzeichnen eine Rückkehr zur Natur und zur eigenen Beobachtung. Ihre Berichte sind keineswegs eine Reihe von Kompilationen und endlosen Rekapitulationen von Legenden und Allegorien, sondern beschreiben wirkliche, lebende Pflanzen, wie sie in der

Natur beobachtet wurden. Sie stellen auch einen Versuch dar, lokale Floren zu beschreiben und im Bild festzuhalten; zu diesem Zweck beschäftigten diese Botaniker ausgezeichnete Zeichner und Holzschnitzer, so daß die Illustrationen einen Grad an Exaktheit und künstlerischer Qualität erreichten, der generationenlang unübertroffen war. Sie spielten in der Botanik die gleiche Rolle, wie die Illustrationen des Vesalius in der Anatomie. Bei Brunfels' Werk *Herbarum Vivae Eicones* (1530) wird im Titel darauf aufmerksam gemacht, daß die Pflanzen (von Hans Weiditz) nach der Natur gezeichnet seien. In allen drei Kräuterbüchern werden viele mitteleuropäische Arten beschrieben und im Bild dargestellt, die den Botanikern der Antike unbekannt gewesen waren. Brunfels illustrierte 260 Pflanzen und Fuchs in seiner *Historia Stirpium* (1542) nicht weniger als 500 Pflanzen.

Der originellste der Drei war Hieronymus Bock. Allen seinen Beschreibungen, die in präzise und anschaulichem umgangssprachlichen Deutsch geschrieben waren, lagen ohne jeden Zweifel eigene Beobachtungen zugrunde. Außerdem lehnte er die alphabetische Anordnung in anderen Kräuterbüchern ausdrücklich ab und gab als seine Methode an, „alle verwandten und miteinander verbundenen oder sich in anderer Weise ähnelnden Pflanzen seien zusammenzustellen, aber dennoch getrennt zu betrachten“. Er lieferte nicht nur ausgezeichnete Beschreibungen, sondern vermerkte darüber hinaus auch die Fundorte und Standorte (einschließlich Bodenbeschaffenheit) der Pflanzen, die er beschrieb, sowie ihre Blütezeit und andere Aspekte ihrer Lebensgeschichte. Auf diese Weise war Bocks Werk der Prototyp aller zukünftigen Werke über Lokalfloren. Zusammen mit anderen gedruckten Kräuterbüchern aus Frankreich und England gehörte es zu den beliebtesten Büchern der Epoche [6].

Die Klassifikation bei den Verfassern der Kräuterbücher

Vielleicht der auffallendste Aspekt der „Klassifikationen“ der Verfasser der Kräuterbücher ist: es mangelt ihnen an jeglichem widerspruchsfreien System; ihre Autoren waren überhaupt nicht an Klassifikation interessiert, sondern an den Eigenschaften einzelner Arten. Bei Brunfels (1530) scheint die Reihenfolge, zumindest der Gattungen, recht willkürlich zu sein. Nahe verwandte Arten, beispielsweise *Plantago major*, *P. minor* und *P. rubra*, werden jedoch nacheinander genannt. Fuchs (1542) ordnet seine Pflanzen weitgehend alphabetisch an, die ersten vier Kapitel befassen sich dementsprechend mit *Absinthium*, *Abrotonum*, *Asarum* und *Acorum*. Diese Reihenfolge wird in der deutschsprachigen Ausgabe (1543) beibehalten, obwohl die deutschen Bezeichnungen für diese vier Gattungen, *Wermut*, *Taubwurtz*, *Haselwurtz* und *Drachenwurtz*, nunmehr in umgekehrter alphabetischer Ordnung stehen. Amüsant ist, daß Fuchs anmerkt, er habe aus der stark verkürzten deutschen Ausgabe diejenigen Pflanzen ausgelassen, die der „gemeine Mann“ nicht zu kennen brauche.

Drei klassifikatorische Aspekte der Kräuterbücher verdienen besondere Erwähnung. Erstens wird in ihnen auf etwas vage Weise zwischen Arten (*species*) und Gruppen (*genera*) unterschieden. Zweitens handelt es sich bei vielen Gruppen (wie Gräsern) um völlig natürliche Gruppen, die aber häufig durch Einbeziehung von Formen mit oberflächlichen Ähnlichkeiten vergrößert werden. Etwa würden unter den Nesseln sowohl die echten Nesseln (*Urtica*) als auch die Lippenblüter mit ähnlichen Blättern, d. h. die falschen Nesseln, eingereiht werden. Neben dem Weizen (einem Gras) findet man

den Buchweizen (eine zweikeimblättrige Pflanze), und zwar einzig und allein, weil sein volkstümlicher Name das Wort „Weizen“ enthält. Ein solches Nebeneinanderstellen war für die Identifikation von erheblichem Wert, aber natürlich keine Grundlage für eine solide Klassifikation. Drittens schließlich werden in den Kräuterbüchern nur schwache Anstrengungen gemacht, höhere Taxa aufzustellen. Gerard etwa widmet das erste Kapitel seines Werkes *Herball* (1597), das auf Dodoens und Lobel aufbaut, den „Gräsern, Binsen, Getreide, Pflanzen mit langen, schwertförmigen Blättern und Knollen- oder Zwiebelgewächsen“, d. h. vorwiegend einkeimblättrigen Pflanzen. Sein zweites Kapitel jedoch enthält „alle Sorten von Kräutern, die als Nahrungsmittel, Medizin oder Duftstoff dienen“, botanisch also ein völliges Mischmasch.

Ihren Höhepunkt erreichte die Tradition der Kräuterbücher mit der Veröffentlichung von Caspar Bauhins *Pinax* (1623). Hier wird der beträchtliche Fortschritt in den neunzig Jahren seit der Veröffentlichung von Brunfels' *Eicones* deutlich. In zwölf Bänden, die in 72 Abteilungen unterteilt sind, beschreibt Bauhin etwa 6000 Pflanzensorten. Alle diese Sorten werden einer Gattung und einer Art zugeordnet, allerdings werden keine generischen Diagnosen vorgenommen. Verwandte Pflanzen werden häufig aufgrund ihrer allgemeinen Ähnlichkeit oder gemeinsamer Eigenschaften zusammengruppiert. Die auf diese Weise gebildeten Gruppen erhalten keine Taxon-Bezeichnung, und es wird keine Diagnose höherer Taxa gegeben. Nichtsdestoweniger erkennt der Verfasser, wenn er dies auch nicht explizite ausspricht, die Monocotyledonen und stellt die Arten und Gattungen von etwa neun oder zehn Familien und Unterfamilien der Dicotyledonen zusammen. Zwar erklärt Bauhin seine Methode nirgendwo, doch besteht kein Zweifel daran, daß er eine Vielzahl unterschiedlicher Merkmale gleichzeitig berücksichtigte und Gattungen mit einer Reihe gemeinsamer Merkmale jeweils zu einer Gruppe zusammenfaßte. Wenn man bedenkt, daß der Hauptzweck von Bauhins *Pinax* in der Erstellung eines geeigneten Katalogs von Pflanzennamen bestand, so ist seine Fähigkeit, verwandte Gattungen zu finden und in Gruppen zusammenzufassen, höchst erstaunlich.

Die Anfänge fast aller späteren Entwicklungen der systematischen Botanik lassen sich bereits in den Schriften der Kräuterkundler finden: der Versuch, Pflanzen auf der Grundlage von Ähnlichkeiten oder gemeinsamen Merkmalen zu gruppieren; die Anfänge einer binominalen Nomenklatur und sogar dichotomer Bestimmungsschlüssel; die Suche nach neuen Merkmalen und das Bemühen um exaktere und sorgfältigere Beschreibungen. Vielleicht der wertvollste Beitrag der Kräuterbuchautoren war ihre empirische Einstellung. Sie gaben sich nicht mehr damit zufrieden, lediglich die Schriften von Dioskurides und Theophrastos zu kopieren, vielmehr untersuchten sie die Pflanzen wirklich in der Natur und beschrieben, „wie eyn yedes seiner Art und Geschlecht nach auffwachs/wie es blüe/und besame/zu welcher zeit im jar/und in welcherley erdtrich eyn yedes am besten zu finden sei“ (Bock, 1539). Doch jeder von ihnen hatte seine eigene Methode, und welcher Methoden auch immer sie sich bedienten, sie waren alle äußerst unbeständig darin.

Da zu jener Zeit relativ wenige Pflanzen bekannt waren, konnte man eine Art einfach dadurch finden, daß man so lange in einem Kräuterbuch blätterte, bis man eine halbwegs ähnliche Pflanze fand, und nur dann las man die Beschreibung sorgfältig durch und sah sich die Abbildung genau an, um die Pflanze sicher zu identifizieren. Als jedoch die Zahl der bekannten Pflanzen während des 16. und 17. Jahrhunderts fast exponentiell anwuchs, reichte diese einfache Methode bald nicht mehr aus. Fuchs (1542) kannte etwa 500 Arten und Bauhin (1623) 6000, John Ray dagegen zählte im Jahre 1682 bereits 18 000 Arten auf.

Eine alphabetische oder andere willkürliche Anordnung war nicht mehr genug. Um dieser Lawine neuer Pflanzen, „sorten“ gewachsen zu sein, wurde eine weit sorgfältigere Unterscheidung der Arten innerhalb der umfangreicheren „Sorten“ (Gattungen) erforderlich und man bemühte sich ernsthafter um das Erkennen von Gruppierungen verwandter Gattungen, d. h. höherer Taxa. Man brauchte außerdem ein System oder Verfahren, mit dem man ein bestimmtes Exemplar relativ schnell identifizieren konnte.

Abwärtsklassifikation mittels logischer Zweiteilung

Die Theorie der Klassifikation scheint täuschend einfach zu sein: Man ordnet die zu klassifizierenden Objekte aufgrund ihrer Ähnlichkeit ein. Hat man es mit Organismen zu tun, so erhebt sich unmittelbar die Frage: Wie bestimmt man, ja noch besser, wie mißt man Ähnlichkeit? Die Antwort lautet: durch eine sorgfältige Analyse von Merkmalen. Auswahl und Bewertung von Merkmalen haben daher bei den Diskussionen in der letzten Zeit im Mittelpunkt der Aufmerksamkeit gestanden. Wenn wir jedoch mit einer Betrachtung von Merkmalen beginnen, werden wir niemals den Unterschied zwischen den früheren Klassifikationstheorien, die von Cesalpino bis Linnaeus vorherrschten, und denen, die seit Darwin überwogen haben, verstehen können. Wir müssen also zuerst die Frage stellen, welche Arten von Klassifikationen überhaupt möglich sind.

Tatsächlich errichtete man in der Renaissance Klassifikationen nicht dadurch, daß man Objekte nach ihrer Ähnlichkeit einordnete. Das vordringlichste Bedürfnis war das der Identifikation von Pflanzen und Tieren, und die erste umfassende Methodenlehre der Pflanzentaxonomie wurde entwickelt, um dieser Forderung zu genügen. Allgemein, und zu Recht, wird dem italienischen Anatom und Physiologen Andrea Cesalpino (1519–1602) das Verdienst zugeschrieben, dies in seinem großen Werk *De Plantis* (1583) als erster konsequent durchgeführt zu haben. Er betrachtete sich selbst als Anhänger von Theophrastos und teilte wie dieser die Pflanzen in Bäume, Sträucher, kleine Sträucher (perennierend) und Kräuter ein. Um aber ein einfaches Bestimmungsschema zu entwickeln, griff er zu der Logik des Aristoteles und entlieh sich von ihr die Methode der dichotomen Unterteilung, mit der vom Mittelalter bis zum Ende des 18. Jahrhunderts jeder vertraut war, der eine Schulbildung genossen hatte (s. Erörterung von Aristoteles, oben).

Die Prinzipien der Abwärtsklassifikation durch logische Teilung sind im Grunde genommen sehr einfach. Doch wurden sie in den Schriften der Klassifikatoren von Cesalpino bis Linnaeus in ein derart kompliziertes Gewebe scholastischer Lehren und Ausdrucksweise eingebettet (wie die Ausdrücke „Essenz“, „Universalien“, „Akzidenz“, „*differentiae*“, „Merkmale“ und so weiter erkennen lassen), daß ein besonderes Fachstudium zu ihrem Verständnis nötig ist [7].

Die Methode der logischen Dichotomie stammt nicht von Aristoteles. Bereits Platon war daran interessiert, allgemeine Gruppen von untergeordneten Objekten zu unterscheiden (*Messon*, 72; *Parmenides*, 1290; *Politicus* 261 B), seine volle Bedeutung erreichte das Verfahren jedoch erst unter den Schülern des Aristoteles, siehe den Baum des Porphyrios, der auch unter dem Namen Baum des Rameus bekannt ist (Jevons, 1877, S. 702). Charakteristisch für diesen Ansatz ist die Unterteilung einer „Gattung“ in zwei „Arten“ („*tertium non datur*“). Man bezeichnet dies auch als dichotome Teilung. Dieses Verfahren ist ideal für die Konstruktion von Bestimmungsschlüsseln geeignet, führt aber häufig zu äußerst künstlichen und unausgewogenen Klassifikationen. Aristoteles selbst machte sich, wie oben gezeigt, über die Idee lustig, eine Klassifikation auf die Dichoto-

mie gründen zu wollen; da er aber bei seinen logischen Übungen Beispiele aus der Zoologie heranzog, brachte er seine Nachfolger in Verwirrung.

Es gab mehrere Gründe dafür, weshalb sich die Abwärtsklassifikation in dem langen Zeitraum zwischen Cesalpino und dem 19. Jahrhundert so großer Beliebtheit erfreute. Ihr wichtigster praktischer Vorteil lag darin, daß sie mit einer Reihe leicht erkennbarer Klassen begann – etwa Bäumen, Sträuchern, Kräutern, oder im Tierreich mit Vögeln, Schmetterlingen oder Käfern – und diese mittels geeigneter differenzierender Merkmale („differentiae“) wieder in untergeordnete Gruppen von Unterklassen aufteilte. Man benötigte vorab keine Kenntnisse der Spezies, mußte lediglich in der Lage sein, das Verfahren der logischen Unterteilung anzuwenden. Jeder Laie konnte das. Dennoch wäre die Annahme falsch, der einzige Grund für die Popularität der logischen Teilung sei ihre leichte praktische Anwendbarkeit gewesen. Ihre Beliebtheit war in den Jahrhunderten am größten, in denen jederman in der geschaffenen Welt Ordnung und Logik zu erkennen suchte. Das heißt: wenn die Welt ein geordnetes System ist, welche Methode kann da zu ihrem Studium und ihrer Analyse besser sein als eine, die sich der Werkzeuge und Verfahren der Logik bediente? Eine Klassifikation konnte die Ordnung der Natur nur dann angemessen widerspiegeln, wenn sie auf den wahren „Essenzen“ der Organismen beruhte. Und die logische Zweiteilung war die geeignete Methode, um zur Entdeckung und Definition dieser Essenzen beizutragen. Sie war somit ein vollkommenes Abbild der vorherrschenden essentialistischen Philosophie der Zeit.

Bei dieser Methode logischer Aufteilung ist nichts wichtiger als die Wahl der differenzierenden Merkmale. Die Abhängigkeit von Einzelmerkmalen erfordert eine sorgfältige *Bewertung* dieser Charaktere [8]. Cesalpino war sich dessen voll und bewußt und widmete sich mit viel Sorgfalt und Aufmerksamkeit dem Studium der Pflanzenmorphologie. Er entdeckte zahlreiche nützliche Merkmale und war einer der ersten (nach Gesner), der den taxonomischen Wert des Fruchtstandes erkannte.

Dennoch war Cesalpino mit seiner Theorie von der Gewichtung von Merkmalen ganz und gar auf der falschen Spur. Als echter Aristoteliker wählte er die Merkmale nach ihrer physiologischen Bedeutung aus. Die beiden Arten von Attributen, die seiner Ansicht nach für eine Pflanze am wichtigsten waren, hatten mit Ernährung und Fortpflanzung zu tun. Der wichtigste Aspekt für ihn war die Ernährung (Wachstum), daher seine Aufteilung in Bäume, Kräuter usw. Die Bedeutung der Fortpflanzung zeigte sich in der Betonung von Fruchtstand, Samen und Sämlingen (in Analogie zu Aristoteles' Betonung des Tierembryos). Bei diesem Verfahren war der Vergleich ein wichtiges Element; allerdings verstieg sich Cesalpino zu absurden Extremen, als er eine Entsprechung zwischen den funktional wichtigsten Strukturen bei Tieren und Pflanzen herzustellen suchte. So setzte er die Wurzeln der Pflanzen gleich dem Magen und Verdauungstrakt der Tiere, und er zählte Stamm und Stiel von Pflanzen zu ihrem Fortpflanzungssystem, da sie die Samen und Früchte tragen.

Bedenkt man, mit welcher Häufigkeit Konvergenz, Parallelismus, Merkmalsverlust und andere Unregelmäßigkeiten in der Merkmalsentwicklung vorkommen, so würde man erwarten, daß die Methode der logischen Zweiteilung nach einzelnen Merkmalen ein absolutes Chaos zur Folge hätte haben müssen. Prüft man jedoch Cesalpinos Pflanzenklassifikation genau, so zeigt sich, daß die 32 von ihm erkannten Pflanzengruppen im großen und ganzen bemerkenswert „natürlich“ sind [9]. Offensichtlich konnte Cesalpino nicht nur durch Anwendung des logischen Systems zu seinen Gruppierungen gelangt sein. Stafleu (1969, S. 23) bemerkt sehr richtig, daß Cesalpino „mit bestimmten natürli-

chen Gruppen anfang, die ihm intuitiv oder durch Überlieferung bekannt waren, und den irrelevanten und in jedem Fall unwichtigen „Überbau“ der logischen Zweiteilung später hinzufügte“. Cesalpino ging also nach einem Zwei-Schritte-Verfahren vor. Er sortierte seine Pflanzen zunächst aufgrund genauer Prüfung in mehr oder weniger natürliche Gruppen und suchte dann nach geeigneten Schlüsselmerkmalen, die ihm eine Anordnung dieser Gruppen nach den Prinzipien der logischen Zweiteilung erlauben würden. Nur auf diese Weise konnte er gleichzeitig zwei Ziele erreichen, nämlich einmal einen geeigneten Bestimmungsschlüssel und zum andern eine Anordnung seiner Pflanzen in Gruppen nach ihrer „Ähnlichkeit“ (Verwandtschaft). Nicht immer gelang es ihm völlig, einen Kompromiß zwischen den gegensätzlichen Erfordernissen der beiden Methoden zu finden; zum Beispiel mußte er, den Prinzipien der logischen Teilung folgend, die kräuterartigen und baumartigen Leguminosen (Schmetterlingsblütler) zwei verschiedenen Familien zuzuteilen.

Ungeachtet der offenkundigen Unzulänglichkeiten seines Systems übte Cesalpino während der folgenden zweihundert Jahre starken Einfluß auf die Botanik aus. Bis zu Linnaeus waren alle Systeme der Pflanzenklassifikation Modifikationen und Verbesserungen des Ansatzes, dessen sich Cesalpino als erster bedient hatte – und das gilt auch noch für Linnaeus selbst. Bei allen beruhte die Klassifikation auf der Methode der logischen Zweiteilung und einem gewissen Maß an vorheriger Merkmalsgewichtung. Der Grund für diesen starken Einfluß Cesalpinos lag nicht darin, daß seine Klassifikation besonders brauchbar gewesen wäre; er war ganz einfach der erste Autor, der eine mehr oder weniger konsequente Klassifikationsmethode erarbeitet hatte. Sie mußte solange genügen; bis jemand eine bessere vorschlug.

Je nachdem, welche Merkmale man bei den ersten Schritten der Unterteilung auswählt, erhält man zwangsläufig gänzlich verschiedene Klassifikationen. Das ist der Grund, weshalb sich die Systeme der großen Botaniker des 17. und 18. Jahrhunderts, die in Cesalpinos Fußstapfen traten, derart drastisch voneinander unterschieden. Nur der Fachwissenschaftler interessiert sich für die Einzelheiten, in denen die Klassifikationen von Magnol, Tournefort, Rivinus, Bauhin, Ray und den weniger prominenten Verfassern voneinander abweichen. Alle diese Botaniker differierten in ihrer Pflanzenkenntnis, und dies wiederum beeinflusste ihre Wahl des Merkmals für die erste Zweiteilung. Ebenso erhielt man bei der Einordnung von Tieren völlig verschiedene Resultate je nachdem, ob man als erstes unterscheidendes Merkmal (*differentia*) „mit Blut“ oder „ohne Blut“, „behaart“ oder „unbehaart“, „zweifüßig“ oder „vierfüßig“ wählte.

Eine weitere Konsequenz dieses Verfahrens der Abwärtsklassifikation ist, daß es nicht allmählich und stückweise verbessert werden kann. Ersetzt man ein Merkmal durch ein anderes, so erhält man eine völlig neue Klassifikation. Im Rahmen dieses Systems ist die mögliche Zahl verschiedener Klassifikationen wahrhaft unbegrenzt. Dennoch gelang es diesen Botanikern irgendwie, Auswahl und Reihenfolge ihrer Merkmale so anzupassen, daß bestimmte wohlbekannte natürliche Pflanzengruppen nicht auseinandergerissen wurden. Wie deutlich die „Natürlichkeit“ bestimmter Gruppen erkannt wurde, geht aus der Tatsache hervor, daß, wie Larson (1971, S. 41) feststellt: „Viele Pflanzenfamilien – *Coniferae*, *Cruciferae*, *Graminaceae* und *Umbelliferae* z. B. – im 16. Jahrhundert aufgestellt wurden und während all der Wechselfälle des Kampfes um Systeme intakt blieben.“ Mehr und mehr solcher Gruppierungen wurden erkannt, insbesondere als sich herausstellte, daß bestimmte, scheinbar isolierte europäische Gattungen großen tropischen Familien angehörten.

Die Botaniker des 17. Jahrhunderts differierten jedoch nicht nur darin, welches Gewicht sie verschiedenen Merkmalen beimaßen, sondern auch darin, ob ihr Hauptinteresse der Gattung oder der Art galt, sowie auch, wie unantastbar das Prinzip der logischen Zweiteilung und das angeblich aristotelische System der Merkmalsbewertung für sie war. Genau in diesen zwei Punkten wichen die beiden größten Botaniker des späten 17. Jahrhunderts am stärksten voneinander ab.

Ray und Tournefort

John Ray (1627–1705) war natürlich weit mehr als ein Botaniker[10]. Er war Mitverfasser der wichtigsten zoologischen Abhandlungen der Epoche und schrieb eins der großen Werke der Naturtheologie. Zugleich war er aber auch ein praktischer Engländer, dessen Hauptziel darin bestand, ein Pflanzenbuch zu verfassen, das die unzweideutige Identifikation von Pflanzen gestatten würde. Sein besonderes Interesse galt daher dem Wesen der Arten. In seiner *Historia Plantarum* behandelt er nicht weniger als 18655 Pflanzen„arten“ und gibt eine Definition der Kategorie Art (siehe Glossarium), die in den darauffolgenden einhundertundfünfzig Jahren allgemein übernommen wurde. Fast als einziger unter den frühen Botanikern hatte er keine medizinische Ausbildung und war daher weniger als seine Zeitgenossen von scholastischer Tradition beeinflusst, weniger sogar als Tournefort, der in einem Jesuitenseminar erzogen worden war. Daher überrascht es nicht, daß John Ray von seinen ersten botanischen Veröffentlichungen an bei der Anwendung der Zweiteilung weit weniger konsequent war als Cesalpino oder Tournefort. Nicht nur, daß er in verschiedenen Klassen verschiedene Komplexe untergeordneter Merkmale benutzte, er zögerte nicht einmal, von dem Fruchtstand zu vegetativen Merkmalen überzugehen (Vorhandensein eines Stammes oder von Knollenwurzeln), wenn dies angebracht schien. Tournefort und Rivinus griffen ihn wegen dieser Abweichungen heftig an, Ray aber beantwortete die Kritik mit dem pragmatischen Rat: „Eine akzeptable Klassifikation ist eine solche . . . , bei der Pflanzen zusammengestellt werden, die ähnlich sind und in wichtigen Teilen oder in ihrem gesamten äußeren Erscheinungsbild übereinstimmen, und bei der solche voneinander getrennt werden, die sich in diesen Aspekten unterscheiden“ (*Synopsis*, 1690, S. 33). Er wiederholt dieses Leitprinzip in seinen sämtlichen folgenden Veröffentlichungen. Etwa: „Die erste Voraussetzung einer natürlichen Methode muß sein, daß sie weder Pflanzengruppen aufspaltet, zwischen denen augenscheinliche natürliche Ähnlichkeiten bestehen, noch solche mit natürlichen Unterscheidungen zusammenwirft“ (*Sylloge*, 1694, S. 17). Cesalpino und andere Verfechter der logischen Teilung hatten natürlich behauptet, daß ihre Methode gerade dies leiste. So ist Ray gezwungen, weiter zu gehen. In seiner Schrift *De Variis* (1696) weist er darauf hin, daß es tatsächlich keine objektive Methode gibt, zu bestimmen, welche Merkmale Ausdruck der Essenz sind und welche nebensächlich. Mit anderen Worten, er lehnt implizite die Methode einer a priori-Bewertung ab. (Es ist wichtig, daß er nicht das Konzept einer Essenz oder den Unterschied zwischen essentiellen und akzidentiellen Merkmalen verwirft.) Davon ausgehend kommt er zu dem Schluß, daß nicht nur Blüte und Frucht, sondern auch andere Teile der Pflanze sehr wohl Ausdruck der Essenz sein können. Er geht sogar so weit zu behaupten, Arten könnten sich durch Gruppen akzidenteller Merkmale voneinander unterscheiden (*Ornithology*, 1678).

Sloan (1972) hat die These vertreten, Ray sei durch sein Studium von Lockes Schriften zu diesen ketzerischen Ansichten gelangt. Vieles läßt jedoch darauf schließen, daß Ray durch rein pragmatisches Herangehen zu der unorthodoxen Beurteilung von Merkmalen gekommen ist und dann „philosophische Studien“ betrieben hat, um Munition für seine Replik an Tournefort zu sammeln (29. April 1696, Brief an Robinson). Da es sehr zweifelhaft ist, ob ein einzelnes Merkmal die Essenz einer Gattung wiedergeben kann, empfiehlt Ray in seiner Schrift *Methodus Plantarum* (1703, S. 6–7): „Die beste Anordnung von Pflanzen ist die, bei der alle Gattungen, von der höchsten bis hinunter zu den untergeordneten und niedrigsten, mehrere gemeinsame Eigenschaften besitzen oder in mehreren Teilen oder Akzidenzien übereinstimmen.“ Er geht so weit, bei seiner Gruppierung sogar ökologische Kriterien anzuwenden, eine Gruppe von Merkmalen also, die seit Cesalpino streng verpönt war. Tatsächlich hatte schon Magnol (*Prodromus*, 1689) die Verwendung von Merkmalskombinationen empfohlen.

Rays Beitrag zur eigentlichen Pflanzenklassifikation war recht unwesentlich. Wie Albertus Magnus, Pena, Lobel und Bauhin unterschied er zwischen Monocotyledonen und Dicotyledonen, ohne den grundlegenden Charakter der Unterschiede zu erkennen. Er behält immer noch die Einteilung des Theophrastos in Bäume, Sträucher, Kräuter usw. bei, und seine Klassifikationen der Nelken- und Nachtschattengewächse zum Beispiel sind denen Bauhins und anderer Vorläufer beträchtlich unterlegen. Die Geschichte der botanischen Klassifikationen zeigt, daß Rays Einfluß begrenzt war. Trotzdem läßt sich kaum daran zweifeln, daß er zur Schwächung des Einflusses der Methode der logischen Zweiteilung beitrug.

Rays berühmtester Zeitgenosse in Frankreich, Joseph Pitton de Tournefort (1656–1708) war vielleicht der erste Botaniker, der die Fülle exotischer Floren in vollem Umfang erkannte (Sloan, 1972, S. 39–52; Mägdefrau, 1973, S. 46–48). Rein praktische Überlegungen waren ihm daher wichtiger als die Entwicklung einer universellen oder natürlichen Methode. Sein Ziel war, einen geeigneten Schlüssel für die Formenvielfalt der Pflanzen aufzustellen: „Die Pflanzen zu kennen bedeutet, die exakten Namen zu kennen, die ihnen aufgrund der Struktur einiger ihrer Teile gegeben worden sind“ (Tournefort, *Institutiones*, 1694, S. 1). Da die Zahl der Gattungen zu seiner Zeit noch überschaubar war, konzentrierte er sich auf diese Kategorie. Im Gegensatz zu der Mehrzahl seiner Vorgänger benutzte er als Gattungsnamen ein einziges Wort. Tourneforts größtes Verdienst liegt darin, daß er die erste klare Formulierung des Gattungsbegriffs gegeben hat, wie auch in der klugen Abgrenzung und deutlichen Beschreibung von 698 Pflanzengattungen, von denen die meisten (wenn auch gelegentlich unter anderen Namen) von Linnaeus übernommen wurden. Infolgedessen gehen einige der bekanntesten Gattungsnamen von Pflanzen auf Tournefort zurück. Da Blüten und Früchte die größte Zahl leicht sichtbarer Merkmale aufweisen, baute er die meisten seiner Beschreibungen auf diesen Pflanzenteilen auf, doch zog er gelegentlich auch andere Strukturen heran, wenn das eine Hilfe zu sein schien. Tournefort war weitaus eher zu Konzessionen an die praktischen Notwendigkeiten bereit als Linnaeus. Bei Pflanzen ohne Früchte und Blüten oder solchen, bei denen diese Strukturen zu klein für das bloße Auge sind, empfahl er, daß „zur korrekten Bestimmung [solcher] Gattungen nicht nur alle übrigen Teile der Pflanzen verwendet werden sollten, sondern auch ihre weniger wichtigen Merkmale, die Art und Weise ihrer Vermehrung, die Summe der Merkmale und das äußere Erscheinungsbild“ (*Institutiones*, S. 61).

Trotz seiner sorgfältigen Merkmalsanalyse war seine Klassifikation höherer Taxa

mehr oder weniger künstlich. Von den 22 Klassen, die er aufstellte, entsprechen lediglich sechs natürlichen Gruppen. Für den Zweck der Identifikation war Tourneforts *Methode* jedoch erfolgreicher als die Systeme seiner Zeitgenossen Ray, Morison oder Rivinus. Sie wurde allgemein übernommen, und zwar nicht nur in Frankreich, sondern auch in den Niederlanden und schließlich auch in England und Deutschland. Die Systeme von Boerhaave (1710), Magnol (1729) und Siegesbeck (1737) waren Varianten des Tournefortschen Systems. Sie unterschieden sich vor allem in der Wahl des Merkmals, das sie für am wichtigsten hielten. Das Hauptziel all dieser Systeme war die Bestimmung mit Hilfe der logischen Zweiteilung. Keins von ihnen erreichte erfolgreich eine konsequente Abgrenzung natürlicher Gruppen, was mit der logischen Methode in der Tat unmöglich ist.

Zur Zeit Cesalpinos war die Abwärtsklassifikation keine schlechte Strategie, denn alles in bezug auf die Klassifikation war zu jener Zeit noch ungewiß. Noch hatte man keinen realistischen Artbegriff entwickelt, und die Zahl der neu entdeckten Arten von Organismen wuchs exponentiell. Zu einer Zeit, als wenige Leute überhaupt etwas über Naturgeschichte wußten, war korrekte Identifikation die dringlichste Notwendigkeit, und die dichotome Klassifikation war dafür sehr gut geeignet. Rückblickend wird deutlich, daß sie ein brauchbarer, wenn nicht sogar unvermeidlicher, erster Schritt zu einer besseren Klassifikationsmethode war.

Die Botaniker dieser Epoche wurden häufig als „Aristoteliker“ beschimpft, womit zugleich deduktive Methode und blindes Vertrauen auf Tradition und Autorität gemeint waren. Das ist keineswegs gerechtfertigt. Zwar benutzten sie die Methodik der logischen Zweiteilung, war diese doch für eine erfolgreiche Bestimmung vorzüglich geeignet; ihre Arbeit aber orientierte sich nicht im geringsten an der Autorität, sondern beruhte vielmehr auf der Forschung in der Natur, ausgedehnten Reisen und einer sorgfältigen Analyse von Exemplaren. Sie legten eine solide empirische Grundlage für die verbesserten Systeme der post-linnaeischen Epoche.

Es muß an dieser Stelle auf den auffallenden Unterschied in der historischen Entwicklung der Naturgeschichte und der exakten Wissenschaften aufmerksam gemacht werden. Das 16. und 17. Jahrhundert erlebte die sogenannte „wissenschaftliche Revolution“, die jedoch im wesentlichen auf die exakten Wissenschaften und in geringerem Ausmaß auf einige Gebiete der funktionalen Biologie beschränkt war. Naturgeschichte und Systematik blieben jedoch von den umfassenden Veränderungen in den Nachbarwissenschaften nahezu unberührt. Von Cesalpino über Tournefort und Ray (ganz zu schweigen von Jungius oder Rivinus) bis zu Linnaeus bestand eine ungebrochene Tradition des Essentialismus und des aristotelischen logischen Systems. Es ist – nicht ganz unberechtigt – behauptet worden, die Naturgeschichte sei fast bis Darwin immer noch von platonischer und aristotelischer Metaphysik beherrscht gewesen. Man sollte jedoch hinzufügen, daß sie außerdem noch von einem anderen Strang im Gewebe des aristotelischen Denkens beherrscht war: dem Geist des Naturkundlers, der Freude am Beobachten der Natur und der Faszination von der Vielgestaltigkeit der Natur. Jener Teil des aristotelischen Erbes besteht bis heute fort, die Systematik wurde aber durch Darwin von der aristotelischen Metaphysik befreit, die zudem während der Übergangszeit zwischen Adanson und 1859 bereits stark geschwächt worden war.

Das rasche Anwachsen der Kenntnisse auf dem Gebiet der Pflanzenklassifikation seit dem frühen 16. Jahrhundert bis zu Linnaeus wäre ohne einen wichtigen technischen Fortschritt unmöglich gewesen: die Erfindung des Herbariums (Lanjouw und Stafleu,

1956). Die Idee, Pflanzen zu pressen und zu trocknen, scheint zuerst Luca Ghini (1490–1556) gekommen zu sein, zu dessen Schülern u.a. Cibo (dessen Herbarium aus dem Jahre 1532 bis heute erhalten ist), Turner, Aldrovandi und Cesalpino gehörten, die alle Herbarien anlegten. Herbarien waren für das Sammeln exotischer Pflanzen unerlässlich. Die meisten von Linnaeus' Beschreibungen nicht-schwedischer Pflanzen gehen auf Herbariumsexemplare zurück. Jedes der großen Herbarien der Welt besitzt heute eine Sammlung von drei bis sechs Millionen Exemplaren, die die Botaniker zum Zweck der Beschreibung und Bestimmung zu Rate ziehen. Es gibt gute Gründe für die Annahme, daß die großen Fortschritte in der Pflanzenklassifikation in der zweiten Hälfte des 16. Jahrhunderts durch die neue Technologie der Herbarien beträchtlich erleichtert wurden, erlaubte sie doch zu allen Jahreszeiten den Rückgriff auf wirkliche Exemplare. Der zweite wichtige technologische Fortschritt war die Herstellung von Holzdruckstöcken.

Luca Ghini war noch auf andere Weise ein großer Erneuerer. Er richtete im Jahre 1543 (oder 1544) in Pisa den ersten botanischen Garten einer Universität ein. Ein zweiter wurde 1545 in Padua gegründet. Zu einer Zeit, als es nur wenige Herbarien gab und Illustrationen kümmerlich waren, kann der Wert botanischer Gärten für Lehrzwecke nicht hoch genug eingeschätzt werden. Gegen Ende des 16. Jahrhunderts gab es öffentliche botanische Gärten bereits in Florenz, Bologna, Paris und Montpellier.

Die vor-linnaeischen Zoologen

Als die Wissenschaft in der Renaissance wiederauflebte, hatte die Tierklassifikation einen erheblichen Vorsprung vor der Pflanzenklassifikation. Während die Blütenpflanzen in ihrer Struktur ziemlich einheitlich sind, gibt es auffallende Unterschiede zwischen einem Wirbeltier, einem Insekt oder einer Qualle, und sogar unter den Wirbeltieren zwischen einem Säugetier, einem Vogel, einem Frosch oder einem Fisch. Es ist daher nicht verwunderlich, daß schon vor Aristoteles zwischen den wichtigsten Tiergruppen unterschieden worden war. Keine komplizierte Theorie war nötig, um sie zu erkennen. Die Existenz solcher auffallender Unterschiede zwischen gut abgegrenzten Tiertaxa hatte zur Folge, daß die Zoologen dazu neigten, sich zu spezialisieren und auf eine besondere Gruppe, wie Säugetiere, Vögel (Turner, Belon) oder Fische (Rondelet) zu konzentrieren.

Aber es gibt einen noch wichtigeren Unterschied zwischen der Behandlung von Pflanzen und Tieren. Pflanzen sind sehr zahlreich, aber trotz ihrer scheinbaren Ähnlichkeit schrieb man bestimmten Arten sehr spezifische Heileigenschaften zu. Eine korrekte Identifikation war daher von überragender Dringlichkeit. Zwar spielte die Identifikation auch in den Tierbüchern eine gewisse Rolle, doch kannte jeder Löwen, Füchse, Hasen, Raben, und es schien nicht besonders interessant oder wichtig zu sein, wie sie eingeordnet wurden. Stattdessen gab es die Tradition der moralisierenden Tierbücher, etwa den *physiologus* oder Konrad von Megenbergs *Puch der Natur*, die sich mit den Gewohnheiten der Tiere befaßten. Somit lag von Anfang an das Gewicht der neuen Zoologiebücher auf dem, was wir heute Verhalten und Ökologie nennen würden. Gewiß war es immer noch üblich, die klassischen Autoren getreu zu zitieren und in gelehrten philologischen Analysen der Bedeutung von Tiernamen zu schwelgen; außerdem begegnete man den Erzählungen weitgereister Personen und den Geschichten über die Existenz von Monstern immer noch mit nicht geringer Leichtgläubigkeit. Nichtsdestoweniger bewiesen die

Verfasser dieser Bücher echtes Interesse am lebenden Tier und ließen zweifelsfrei erkennen, daß sie ihren Gegenstand in der Natur erforscht hatten. Allerdings waren sie wenig an der Klassifikation interessiert, und bald blieb die zoologische Taxonomie hinter der Pflanzentaxonomie zurück.

Fünf Naturbeobachter, die in einem Zeitraum von 22 Jahren geboren wurden, waren zu Beginn des 16. Jahrhunderts für das Wiederaufleben der Zoologie nach dem Mittelalter verantwortlich [11]. Obschon Engländer, verbrachte William Turner (1508–1568) einen großen Teil seines Erwachsenenlebens auf dem Kontinent, wo er 1544 in Köln sein Werk *Avium . . . historia* veröffentlichte; es enthielt die Lebensgeschichte einzelner Vögel und war zweifellos das Ergebnis eigener Beobachtungen. Turner ist auch durch botanische Veröffentlichungen bekannt, doch waren dies keine solchen Pionierleistungen wie seine Ornithologie. Ein weit gewichtigerer Band ist Pierre Belons (1517–1564) *L'histoire de la nature des oyseaux* (1555). Belon hatte mit seinen Reisen durch das östliche Mittelmeer und die Länder des Nahen Ostens beträchtlichen Ruhm erworben. Unter Verwendung ökologischer und morphologischer Merkmale ordnete er Vögel in die Klassen Raubvögel, Wasservögel mit Schwimmfüßen, Sumpfvögel ohne Schwimmhäute sowie große und kleine Baumvögel ein. Somit war also Anpassung an das Habitat sein Hauptkriterium für die Klassifikation. Einige von Belons Gruppierungen überlebten jedoch, vor allem in der französischen ornithologischen Literatur, bis gegen Ende des 19. Jahrhunderts. Belon schrieb auch über Fische und andere Wassertiere (1551; 1553), aber diese Schriften wurden fast sofort von Guillaume Rondelets (1507–1566) *De Piscibus Libri 18* (1554) überschattet, das die Beschreibungen von etwa 200 Arten echter Fische sowie Wale, Tintenfische (Cephalopoda), Krebstiere (Crustacea), hartschalige Mollusken, Ringelwürmer (Annelida), Stachelhäuter, Hohltiere (Coelenterata) und Schwämme enthielt. Auch eine Reihe von Ungeheuern war mit aufgeführt, als ob dies reguläre Bewohner des Mittelmeeres wären.

Im Jahre 1551 begann Konrad Gesner (1516–1565) mit der Veröffentlichung seiner *Historia Animalium*, einer gewaltigen Enzyklopädie mit einem Umfang von mehr als 4000 Seiten, in denen er alles zusammengetragen hatte, was er in der Literatur über die verschiedenen Tierarten finden konnte. Sein Vorbild war offensichtlich eher Plinius als Aristoteles. Gesner war bei weitem zu stark beschäftigt, um viele eigene Beobachtungen über Tiere beitragen zu können, aber seine zahlreichen Korrespondenten versorgten ihn mit Originalmaterial. Trotz seines starken Interesses an allem und jedem, was er über Tiere lernen konnte, lag ihm offensichtlich nichts an der Klassifikation. „Um die Benutzung des Werkes zu erleichtern“, sind die Arten in jedem Band in alphabetischer Reihenfolge aufgeführt. In zwei anderen Werken, *Icones* (1553) und *Nomenclator* (1560), gruppierte Gesner die Arten systematisch, wobei er jedoch gegenüber den früheren Bemühungen von Aristoteles und Rondelet keinerlei Fortschritt erzielte. Seine wertvolleren botanischen Arbeiten wurden erst lange nach seinem Tod veröffentlicht (1751–1771) und hatten wenig Einfluß.

Ein Band von Gesner über Vögel wurde von Ulisse Aldrovandi (1522–1605) zu drei dicken Büchern erweitert, ohne daß er, mit Ausnahme der anatomischen Befunde einiger Freunde und deren Schüler, eigene Originalbeobachtungen hinzufügte. Es war nichts als eine ungeheure Kompilation, von der Buffon sagte: „Wenn man alles Unbrauchbare oder für das Thema Irrelevante wegließe, könnte man sie auf ein Zehntel des Originals reduzieren.“ In einer Beziehung unterschied sich Aldrovandis *Ornithologia* (1599; 1600; 1603) von Gesners *Historia*: Die Arten waren nicht alphabetisch geordnet,

sondern zu gänzlich künstlichen Kategorien zusammengefaßt, beispielsweise Vögel mit harten Schnäbeln, Vögel, die sich in Staub oder in Staub und Wasser baden, solche, die gut singen, Wasservögel und so weiter – so recht die Karikatur einer Klassifikation, die sich nicht einmal an den Prinzipien der logischen Zweiteilung orientierte.

In dem Jahrhundert nach Gesner, in dem die Pflanzenklassifikation große Fortschritte machte, tat sich in der zoologischen Klassifikation nichts. Fortschritte wurden erst gemacht, als man anstelle von Funktion und Habitat die Struktur zum Klassifikationskriterium machte. Dieses Kriterium wurde zum ersten Mal in Francis Willughbys (1635–1672) posthum veröffentlichtem Werk *Ornithologiae, libri tres* (1676) angewendet; in ihm wurden die Vögel nach strukturellen Merkmalen, etwa Form des Schnabels und der Füße oder Körpergröße, eingeteilt. Zwar benutzte Willughby die Prinzipien des logischen Systems, doch kannte er die Vogelwelt offenbar sehr gut (Stresemann, 1949), und die meisten der von ihm anerkannten Gruppen werden auch nach heutigen Maßstäben immer noch als natürliche Gruppen angesehen. Wir werden niemals erfahren, wie viel von dieser Klassifikation Willughbys Freund John Ray, dem Herausgeber von Willughbys Manuskripten, zu verdanken ist. Jedenfalls brachte Ray selbst bald darauf knappe Darstellungen über Säugetiere und Reptilien (1693) und Insekten (1705) heraus; die über Vögel (1713) und Fische (1713) erschienen erst nach seinem Tode. So künstlich Rays Methode in vielem auch war, die mit ihr erzielten Klassifikationen waren nicht nur die besten, die es bis dahin gegeben hatte, sie waren in gewissen Einzelheiten sogar auch den späteren Klassifikationen von Linnaeus überlegen.

Zu einem brennenden Problem wurde die zoologische Klassifikation, als man im 17. Jahrhundert die Welt der Insekten „entdeckte“. Bald erkannte man, daß die Zahl der Insektenarten weitaus größer war als die der Pflanzenarten, und verschiedene Naturkundler (Swammerdam, Merian, Réaumur, de Geer und Roesel) wandten ihre Aufmerksamkeit überwiegend oder völlig den Insekten und ihrer Klassifikation zu. Der Größte unter ihnen war René Antoine Ferchault de Réaumur (1683–1757). Seine berühmte sechsbändige Naturgeschichte der Insekten war in vielerlei Hinsicht eine Pionierleistung, wenngleich sie zum Teil in Anlehnung an Jan Swammerdams (1637–1680) Werk aufgebaut war. Réaumurs hervorragende Beobachtungen am lebenden Insekt dienten Buffon als Vorbild für seine *Histoire naturelle*, während das Gewicht, das er auf die höheren Taxa legte (statt auf die ermüdende Beschreibung von Arten), Cuvier als Modell für sein *Mémoire* (1795) diente. Obgleich Réaumur nicht speziell an der Klassifikation interessiert war, machte er nichtsdestoweniger zahlreiche scharfsichtige Beobachtungen – etwa die, daß die Weibchen der Glühwürmchen (Leuchtkäfer) trotz des Fehlens des diagnostischen Merkmals harter Deckflügel dennoch Käfer seien. Er erkannte, daß die Abgrenzung natürlicher Gruppen nicht von einzelnen für die Klassifikation wichtigen Merkmalen abhängig sei. Réaumurs Ansichten waren ein deutliches Symptom des wachsenden Widerstandes gegen die Methode der logischen Zweiteilung; gemeinsam mit Adansons Schriften machten sie den Weg frei für die Prinzipien der Aufwärtsklassifikation (siehe weiter unten). Fortgeführt wurde Réaumurs Werk von C. de Geer (1720–1778), der Wichtiges zur Insektenklassifikation beitrug, die wiederum allem Anschein nach das linnaeische System der Insekten beträchtlich beeinflussten (Tuxen, 1973; Winsor, 1976 a).

Während des 16., 17. und 18. Jahrhunderts war die Naturgeschichte nicht so klar in Zoologie und Botanik geteilt wie im 19. Jahrhundert. Autoren wie Turner, Gesner, Ray, Linnaeus, Adanson, Lamarck und andere schrieben Bücher sowohl über Tiere als auch

über Pflanzen. Aber auch in jenen Jahrhunderten spezialisierten sich die meisten Verfasser entweder auf Tiere (Belon, Rondelet, Swammerdam, Réaumur, Buffon) oder auf Pflanzen (Cesalpino, Bauhin, Morison, Tournefort). Nach 1800 war kein Taxonom mehr imstande, sowohl Tier- als auch Pflanzenreich erschöpfend zu behandeln. Angesichts dieser zunehmenden Trennung überrascht es nicht, daß sich in der Taxonomie der beiden Reiche allmählich recht unterschiedliche Traditionen herausbildeten; daran änderte auch die Tatsache nicht viel, daß Ray und Linnaeus zum Teil die botanische Methodik von den Pflanzen auf die Tiere übertrugen.

Während bei den Zoologen die Spezialisierung von Anfang an ausgeprägt gewesen war, konnten die Botaniker dank der strukturellen Einheitlichkeit der Blütenpflanzen leicht vom Studium einer Familie zur Erforschung einer anderen übergehen, ohne neue Techniken oder Terminologie lernen zu müssen. Erst relativ spät im 19. Jahrhundert begannen einige Botaniker sich auf bestimmte Pflanzenfamilien zu spezialisieren, sei es auf Orchideen, Gräser oder Palmen – ein Trend, der in den letzten fünfzig Jahren besonders deutlich geworden ist. Die Spezialisierung unter den Zoologen wurde noch stärker, als sie die Insekten und Wassertiere zu erforschen begannen; allerdings hat es gelegentlich Zoologen gegeben, die sich gleichzeitig auf sehr verschiedene Taxa spezialisierten, etwa den französischen Spinnenforscher Eugène Simon (1848–1924), der zugleich Kolibri-Spezialist war. Derartige Spezialisierungen auf einzelne höhere Taxa hatten zur Folge, daß man sich weniger mit den Methoden und Prinzipien der höheren Klassifikation beschäftigte. Es läßt sich kaum leugnen, daß die Tiertaxonomie bis zum Ende des 18. Jahrhunderts hinter der Pflanzentaxonomie zurückblieb.

Aber das Zurückbleiben der Zoologie hatte noch einen anderen Grund: Pflanzen sind sehr viel leichter zu konservieren und aufzubewahren als Tiere. Während Herbarien seit Mitte des 16. Jahrhunderts weitverbreitet waren, wurden Methoden zum Schutz von Tiersammlungen gegen die Zerstörungen durch Motten und Speckkäfer (Dermestidae) erst gegen Ende des 18. Jahrhunderts erfunden. Lange Zeit konservierte man Tiere in Alkohol, doch wer kann eine Sammlung von Vögeln erforschen, wenn sie in Alkohol konserviert sind? Dies Verfahren ist für Fische und manche Meeresorganismen geeignet, auch für Exemplare, die man zum Sezieren benötigt, nicht aber für Vögel, deren Farbe wichtig ist. Eine Zeitlang benutzte man Salz und Alaun zur Konservierung von Vogel- und Säugetierbälgen, aber erst als Becoeur in den fünfziger Jahren des 18. Jahrhunderts die Arsenseife erfunden hatte, wurde eine dauerhafte Konservierung von Vogelbälgen möglich (Farber, 1977). Diesem einzigen technischen Fortschritt ist es zu verdanken, daß es heutzutage ansehnliche Vogel- und Säugetiersammlungen gibt.

Auch die Insektensammlungen waren äußerst anfällig gegen die Zerstörung durch Speckkäfer, und dauernde Insektensammlungen wurden erst möglich, als man Naphthalin zu verwenden begann, als die Vitrinen dicht schlossen und man von Zeit zu Zeit die Kästen ausräucherte. Auch war eine ständige Überwachung durch Museumskonservatoren nötig. Obgleich sich die gleichen Probleme im Prinzip auch bei Pflanzen stellten, war die tatsächliche Gefährdung bei ihnen weitaus geringer, und es war entsprechend leichter, Sammlungen anzulegen und zu erhalten. Der rasche Aufstieg der Tiersystematik nach 1800 ist zum Teil das Ergebnis neuer Technologien bei der Konservierung von Tiersammlungen.

Noch zwei weitere bedeutende Unterschiede zwischen Tieren und Pflanzen sind zu erwähnen. Als Cuvier und Lamarck die außerordentliche Mannigfaltigkeit der inneren Anatomie von wirbellosen Tieren entdeckten (siehe unten), hatte dies eine große Blüte

der vergleichenden Anatomie zur Folge, und dies wiederum weckte bei den Zoologen ein starkes Interesse an der Einteilung von Klassen und Stämmen. Die weit größere innere Einheitlichkeit der Pflanzen, oder vielleicht richtiger ausgedrückt, die Tatsache, daß es schwieriger war, die Pflanzenanatomie zu interpretieren, schloß eine ähnliche Bewegung in der Botanik aus. Außerdem ist die Art bei Pflanzen ein weitaus komplexeres Phänomen als bei Tieren (zumindest höheren Tieren), und demzufolge haben Zoologen einen ganz anderen Artbegriff als Botaniker (s. Kap. 6).

Schreibt man eine Geschichte der Systematik, so führt es zu Mißverständnissen, wenn man die Aussagen von Botanikern und Zoologen unterschiedslos zusammenwirft. Die Ansichten der Vertreter dieser beiden Zweige der Biologie müssen nicht nur im Zusammenhang mit ihrem Material, sondern auch mit ihrer begrifflichen Entwicklung dargestellt und interpretiert werden. Allerdings können selbst innerhalb eines dieser Zweige der Taxonomie verschiedene Vorstellungswelten nebeneinander existieren. Zum Beispiel war die linnaeische Schule in der Pflanzentaxonomie lange Zeit derart dominierend, daß alle Nichtkonformisten konsequent übersehen, wenn nicht sogar unterdrückt wurden. Dies ist mit ein Grund für die Hintansetzung von Botanikern wie Magnol und Adanson gewesen, die in mancher Hinsicht größere Wissenschaftler waren als Linnaeus. Selbst heute noch gehen Klassifikationstheorie und Artbegriff in der Regel weit auseinander, wenn man die Ansichten eines Spezialisten für eine wohlbekannte Tiergruppe (etwa Vögel) mit denen eines Spezialisten für eine nur wenig bekannte Gruppe von Insekten oder anderen Wirbellosen vergleicht.

Carl Linnaeus

Kein anderer Naturkundler hat schon zu seinen Lebzeiten so großen Ruhm erworben wie Carl Linnaeus (1707–1778) [12], der gelegentlich „Vater der Taxonomie“ genannt wird. Doch hundert Jahre nach seinem Tod hielt man ihn weithin für nichts anderes als einen engstirnigen Pedanten. Heute können wir, dank der Forschungstätigkeit von Cain, von Hofsten, Stearn, Larson, Stafleu und anderen Linnaeus-Spezialisten, ein ausgewogeneres Bild zeichnen [13]. Das ist keine leichte Aufgabe, denn Linnaeus war eine sehr komplexe Persönlichkeit, mit sehr widersprüchlichen Charaktereigenschaften. In seiner Methodik war er in der Tat von pedantischer Nüchternheit, daneben besaß er großes literarisches Talent. Er war ein Anhänger der okkulten Zahlenkunde (mit besonderer Vorliebe für die Zahlen 5, 12 und 365) und entwickelte vor allem in späteren Jahren, einen starken Hang zur Mystik; zugleich aber – kaum glaubhaft – war er das Muster eines gewissenhaften Taxonomen; das alles in einer Person! Er lebte jahrelang in Holland und besuchte Deutschland, Frankreich und England, doch sprach er lediglich Schwedisch und Latein und sonst fast keine fremde Sprache. Als er in Holland eintraf (1735), waren Methode und Begriffsrahmen bereits beträchtlich ausgereift, aber obwohl sich seine Methode in der Folge nur wenig änderte (seine spätere Erfindung der binominalen Nomenklatur war für ihn keine wichtige Änderung seines Systems), wandelten sich seine philosophischen Vorstellungen tiefgreifend. Sein eigentliches Interesse galt lediglich einem einzigen Aspekt der Biologie einzelner Arten, ihrer Fortpflanzungsbiologie (Ritterbush, 1964, S. 109–122), aber wie seine Essays (*Amoenitates Academicae*) zeigen, war er an einer breiten Vielfalt biogeographischer und ökologischer Themen interessiert (Linné, 1972) [14]. Sein vorrangiges Anliegen war die Klassifikation; seine Besessenheit, alles zu klassifizieren, was ihm über den Weg lief, ging soweit, daß er eine komplizierte Einteilung

lung von Botanikern in Phytologen, Pflanzenliebhaber, Collectores, Methodici, Adonides, Oratores, Eristisi usw. vorschlug (*Philosophia Botanica*, Thesen 6–52).

Linnaeus kannte 1753 etwa 6000 Pflanzenarten und glaubte, die Gesamtzahl liege bei etwa 10000, und die Zahl der Tierarten sei ungefähr ebenso groß (1758 führte er 4000 Tierarten an). (Sein Zeitgenosse Zimmermann (1778) war realistischer: er schätzte, es würden schließlich 150000 Pflanzenarten und 7 Millionen Tierarten entdeckt werden.) Die ganze linnaeische Methode (ein Botaniker muß die Diagnose aller Gattungen im Gedächtnis behalten!) beruhte auf der Annahme einer begrenzten Zahl von Taxa; wir kennen heute allein mehr als 200000 Arten Phanerogamen. Linnaeus kannte 236 schwedische Arten Algen, Flechten und Pilze, verglichen mit etwa 13000 Arten, die wir heute aus Schweden kennen. Er nahm an, die Tropen besäßen von allen Teilen der Welt das einförmigste Pflanzenleben. Aber solche Unzulänglichkeiten seines Wissens waren für die Entwicklung seiner Methodologie nicht annähernd so schädlich wie die Widersprüche in seinen Begriffen. Einerseits benützte Linnaeus, wie wir gleich sehen werden, scholastische Logik und war strenger Essentialist, andererseits akzeptierte er auch das Prinzip der Lückenlosigkeit, und betont die Kontinuität. Hauptziel seiner Methode war ein eminent praktischer Zweck: die korrekte Bestimmung von Pflanzen und Tieren; allerdings suchte er dieses Ziel mit der hochgradig künstlichen Methode der logischen Aufteilung (Dichotomie) zu erreichen. Es verwundert nicht, daß Kritiker in seinen Schriften so viele Widersprüche entdecken konnten.

Trotz allem: Linnaeus verdient seinen hohen Ruhm zu recht. Seine technischen Innovationen (einschließlich der Erfindung der binominalen Nomenklatur), die Einführung eines rigorosen Systems von Diagnosen im Telegrammstil, die Entwicklung einer sorgfältig durchdachten Terminologie der Pflanzenmorphologie (Bremekamp, 1953 a), die Standardisierung von Synonymien und jedes anderen denkbaren Aspekts taxonomischer Forschung brachte in die Taxonomie und Nomenklatur Einheitlichkeit und Einfachheit, wo ein totales Chaos gedroht hatte. Dies war das Geheimnis seiner Beliebtheit und seines Erfolges. Durch seine Autorität hatte Linnaeus der Welt der Systematik seine Methoden aufzwingen können; die Folge war die beispiellose Blüte der taxonomischen Tier- und Pflanzenforschung im 18. und frühen 19. Jahrhundert.

Allerdings bedauerten nach-linnaeische Verfasser, Botaniker wie Zoologen, daß das Werk von Linnaeus eine Überbewertung der Klassifikation und Nomenklatur zur Folge hatte und daß daneben fast alle anderen Aspekte der Naturgeschichte zu kurz kamen. Vor allem die Erforschung des lebenden Tieres geriet völlig in Vergessenheit; ein weiteres Resultat war, daß nicht nur Varietäten, sondern auch Jugendstadien und Larven bekannter Arten als getrennte Arten beschrieben wurden. Das Übersehen Kölreuters, das Bedauern von Nägeli und Sachs über die Anstrengungen, um in Botanik und Zoologie Talente für Physiologie und Embryologie zu gewinnen, bestätigen diesen Standpunkt.

Moderne Autoren haben große Schwierigkeiten gehabt, Linnaeus zu verstehen, weil viele seiner Ausdrücke wie „Genus“, „Species“, „Name“, „kennen“ und „natürliches System“ die ganz spezielle Bedeutung des Systems der scholastischen Logik haben. Beim Studium hatte sich Linnaeus in Logik ausgezeichnet, und er war von der Präzision dieser Methode tief beeindruckt. Seit Cesalpino hatte jeder Botaniker die Logik der Zweiteilung mehr oder weniger konsequent angewandt, und das war immer noch bei Linnaeus der Fall (Cain, 1958)[15].

In einer Hinsicht unterscheidet sich Linnaeus von seinen Vorgängern. Sie hatten bei

ihren Abwärtsklassifikationen die Dichotomie so oft angewandt wie nötig war, um zum gesuchten „Genus“ oder der „Species“ zu gelangen. Im Gegensatz dazu wandte Linnaeus seine Methode mit ganzer Strenge nur auf der Ebene des Genus an. Höhere Kategorien als das Genus interessierten ihn weniger; intraspezifische Variation behandelte er vage und inkonsequent.

Linnaeus und die höheren Kategorien

Statt eines Systems mit konsequenter Abwärtsdichotomie stellte er ein System auf, das innerhalb eines Reiches eine Hierarchie von nicht mehr als vier Kategorien aufweist: Klasse, Ordnung, Gattung und Art. Das Einordnen der gesamten Vielfalt der Natur in Taxa auf diesen vier Ebenen verlieh seinem System eine Klarheit und Folgerichtigkeit, die den schwerfälligen Dichotomien der meisten seiner Vorgänger fehlten.

Der moderne Taxonom kennt eine komplizierte Hierarchie höherer Kategorien. Die vollständige Reihe von der Art bis zum Reich wird häufig als *Linnaeische Hierarchie* bezeichnet (Simpson, 1961; Mayr, 1969), wenngleich Linnaeus nicht der Erste war, der höhere Kategorien als die Gattung anerkannte. Wie wir gesehen haben, deutete schon Aristoteles bei seiner Anordnung der Tiere vage eine Hierarchie an. Er teilte alle Tiere in Blutlose und Bluttiere ein. Die ersteren hatten Unterkategorien wie vierfüßig, vielfüßig oder fußlos, usw. In der Mehrheit werden diese Gruppierungen nach einzelnen diagnostischen Merkmalen aufgestellt, und die Nachfolger des Aristoteles verstanden seine Einteilungen in der Regel als diagnostische Schlüssel. Doch wie schon früher angedeutet, machte sich Aristoteles selbst über die künstliche Methode der dichotomen Schlüssel lustig. Er erkannte, daß sein Kriterium „lebendgebärend“ (im Gegensatz zu „eierlegend“) zum Beispiel nicht zu einer natürlichen Gruppe führt. Zu keiner Zeit hat Aristoteles terminologisch zwischen verschiedenen höheren Kategorieebenen unterschieden.

Als die aristotelische Tradition während der Renaissance wieder auflebte, gehörte dazu auch ein mangelndes Interesse an den höheren Kategorien. Die Verfasser der Kräuterbücher wie auch die Enzyklopädisten erkannten entweder überhaupt keine höheren Kategorien oberhalb der Gattung an, oder aber sie bezeichneten die aus ihrer logischen Zweiteilung hervorgehenden Gruppen als „Bücher“, „Kapitel“ oder mit einem anderen, nicht-taxonomischen Ausdruck. Rays Gruppen oberhalb der Gattung trugen ebenfalls sachfremde Bezeichnungen. Tournefort war anscheinend der erste Botaniker, der eine formale Klassifikation von Kategorien über der Gattung entwickelte. Er teilte die Pflanzen in 22 Klassen auf und diese Klassen wiederum in 122 Sektionen.

Die Benennung dieser höheren Kategorien war zunächst von Autor zu Autor verschieden. Was Tournefort als „Sektionen“ bezeichnet hatte, nannten Magnol und Adanson „Familien“ und Linnaeus „Ordnungen“. In dem Maße, wie die Zahl der Pflanzengattungen und -arten anwuchs, und damit auch die Notwendigkeit einer wohlgedachten Hierarchie, wurden alle diese wahlweise verwandten Ausdrücke zu einer einzigen Terminologie zusammengefaßt. Um das Jahr 1800 wurde die Kategorie Familie bereits ziemlich übereinstimmend zur Bezeichnung einer Stufe zwischen Gattung und Ordnung benutzt. Allerdings ist Cuvier bei der Verwendung dieser Ausdrücke in aufeinanderfolgenden Veröffentlichungen noch inkonsequent. Völlig formalisiert wurden sie erst in den Schriften des Entomologen Latreille.

Bei der Definition seiner Kategorien Ordnung, Klasse und Reich war Linnaeus un-

gemein zurückhaltend. Man hat das Empfinden, er habe diese höheren Kategorien nicht aus theoretischen, sondern aus rein praktischen Gründen eingeführt. In der Tat sagt er ganz offen, Klasse und Ordnung seien weniger „natürlich“ als die Gattung. In seiner *Philosophia Botanica* (These 160) schreibt er: „Eine Klasse ist eine Übereinstimmung mehrerer Gattungen in ihren Fruchtbildungsorganen entsprechend den Prinzipien von Natur und Kunst.“ Mit anderen Worten: Klassen sind bis zu einem gewissen Grade künstlich; allerdings gibt Linnaeus zu verstehen, daß sie durch natürliche Klassen zu ersetzen sein werden, sobald alle Pflanzengattungen entdeckt und beschrieben sind. Die Ordnung war für ihn in sogar noch stärkerem Maße eine Frage der Bequemlichkeit: „Eine Ordnung ist eine Unterteilung von Klassen, die notwendig ist, um zu verhindern, daß mehr Gattungen zusammengeordnet werden als der Verstand leicht behalten kann“ (These 161). Offensichtlich waren die höheren Kategorien von Linnaeus in erster Linie bequeme Kunstgriffe, um Informationen wiederzugewinnen. Sein mangelndes Interesse an den höheren Kategorien ist durch die Tatsache dokumentiert, daß die von ihm anerkannten höheren Tiertaxa entschieden denen von Aristoteles vor mehr als zweitausend Jahren unterlegen (stärker heterogen) waren.

In Linnaeus' Einstellung zu den höheren Kategorien gibt es eine Reihe von Ungeheimtheiten. Die Gattung spiegelt sein essentialistisches Denken par excellence wider, und alle Gattungen sind durch scharfe Diskontinuitäten voneinander getrennt. Dagegen hat er zu Klassen und Ordnungen eine eher nominalistische Einstellung. Hier macht er sich Leibniz' Motto zu eigen, daß die Natur keine Sprünge macht. Je mehr Pflanzen wir kennen, umso mehr Lücken zwischen den höheren Taxa werden gefüllt werden, bis die Grenzen zwischen Ordnungen und Klassen möglicherweise schließlich ganz verschwinden. Seine Bejahung des Prinzips der Lückenlosigkeit kommt in seiner Aussage zum Ausdruck, daß alle Pflanzentaxa auf allen Seiten Verwandtschaften aufweisen geradeso wie benachbarte Länder auf einer Weltkarte (These 77; für seine Karte, s. Greene, 1959, S. 135).

Die Gattung

Die Gattung ist für den modernen Taxonomen die niedrigste kollektive Kategorie, eine Gruppe von Arten, die gewisse Eigenschaften gemeinsam haben. Diese Definition unterscheidet sich von dem Gattungsbegriff der Taxonomen, die die aristotelische Logik anwandten. Für sie war die Gattung eine Klasse mit einer definierbaren Essenz, die sich mittels unterscheidender Merkmale in Arten unterteilen ließ. Eine Gattung bezeichnete keinen feststehenden Rang in einer Hierarchie von Kategorien, und der Gattungs„name“ war häufig polynominal, insbesondere auf den unteren Ebenen der Unterteilung. Ursprünglich wurde er kaum konsequent angewandt; Aristoteles gebrauchte den Ausdruck *genos* gelegentlich sogar in Fällen, in denen wir heute von Arten sprechen würden (Balme, Grene). In einem langwierigen Prozeß wurde der Ausdruck „genus“ auf die heutige kategoriale Ebene eingeeengt. Er setzte unter den Autoren der Kräuterbücher und den Enzyklopädisten ein, von denen Cordus (1541) und Gesner (1551) den Gattungsnamen bereits in bemerkenswert moderner Weise benutzten, obgleich die deutschen Kräuterkundler das Wort *Geschlecht* (genus) häufiger in der Bedeutung von Art als von Gattung verwendeten. Die vorher recht vage Benutzung der Worte „genus“ und „species“ begann in den Schriften der großen Taxonomen des 17. Jahrhunderts, Ray und Tournefort, an biologischer Bedeutung zu gewinnen.

Die Gattung war für Linnaeus der Eckpfeiler der Klassifikation [16]. Wenn man in seiner Umgebung Ordnung herstellt, so klassifiziert man nicht Dinge, sondern ihre „Essenzen“. Für Linnaeus war es ein Axiom, daß natürliche Gattungen existieren, daß sie – d.h. die ihnen zugrundeliegenden „Essenzen“ – als solche geschaffen worden waren und daß sie anhand ihrer Fruchtbildungsmerkmale erkannt werden konnten. Er gestand so viele Gattungen zu, wie es verschiedene Gruppen von Arten gibt, die in der Struktur ihrer Befruchtungsorgane übereinstimmen. Nicht der Taxonom „macht“ die Gattung, er entdeckt lediglich die zu Anfang geschaffenen Gattungen. In Linnaeus' Klassifikationstheorie besteht eine sehr enge Verbindung zwischen Schöpfungsdogma und essentialistischer Logik.

In seinen ersten Schriften hielt sich Linnaeus noch an die strengen Gesetze der Logik, indem er das ganze Pflanzenreich als *sumum genus* bezeichnete, dessen „species“ die Pflanzenklassen waren. Nach 1735 gab er diese Verwendung auf und begrenzte den Ausdruck „genus“ auf die Hierarchieebene unmittelbar über der Species. 1764 führte er 1239 Pflanzengattungen auf. Linnaeus legt viel Nachdruck auf seine Methode, die er in seiner *Philosophia Botanica* (These 186–209) in allen Einzelheiten beschreibt. Die Definition einer Gattung ist die Aussage ihrer Essenz. „Die Gattung wird durch das Merkmal definiert, dieses wiederum ist dreifacher Art: das *künstliche*, das *essentielle* und das *natürliche*. Das *generische Merkmal* ist gleichbedeutend mit der *Definition der Gattung* (These 186) ... Die *essentielle Definition* verleiht der Gattung, auf die sie sich bezieht, ein Merkmal, das sehr speziell auf diese beschränkt und besonders ist. Die *essentielle Definition* [Merkmal] unterscheidet aufgrund einer einzigartigen Idee jede Gattung von ihren Nachbarn in derselben natürlichen Ordnung“ (These 187).

Wäre es möglich, die essentiellen Merkmale einer Gattung ausfindig zu machen, so brauchte man lediglich die essentielle Definition. Doch Linnaeus gesteht Ray gegenüber implizite zu, daß keine derartige Methode bekannt sei. Daher muß man ebenfalls eine *künstliche Definition* angeben, mit der sich „eine Gattung von den anderen Gattungen in einer künstlichen Ordnung unterscheiden läßt“ (These 188). Schließlich „zählt die *natürliche Definition* alle nur möglichen generischen Merkmale auf und schließt somit die essentielle wie auch die künstliche Definition ein“ (These 189) [17].

Obwohl Linnaeus seine Vorstellungen über die scharfe Abgrenzung und Beständigkeit der Arten im Laufe seines wissenschaftlichen Werdegangs erheblich geändert hat (siehe Kap. 6), schwankte er niemals in seiner Einschätzung der Gattung. Man hat das Gefühl, daß er Gattungen intuitiv (durch genaues Betrachten) erfaßte, was ihn zu dem berühmten Leitsatz veranlaßte: „Es ist die Gattung, aus der sich die Merkmale ergeben, und nicht die Merkmale, welche die Gattung erfordern.“ In der Tat ignorierte er häufig Eigenheiten von etwas aberranten Arten, solange sie „offensichtlich“ noch zu einer gegebenen Gattung gehörten. Die Gattung war für ihn das am besten geeignete Paket zur Wiedergewinnung von Information, denn bei dem relativ begrenzten Teil des Tier- und Pflanzenreichs, der ihm bekannt war, waren die Gattungen im großen und ganzen durch deutliche Diskontinuitäten voneinander getrennt. Wichtiger war jedoch, daß aufgrund seiner essentialistischen Philosophie die Gattung (mit ihrer Essenz) für ihn die gottgegebene reale Einheit der Vielfalt war.

In mancher Hinsicht war die linnaeische Gattung mit ihrer essentialistischen, monolithischen, unabhängigen Existenz, zumindest als Begriff, ein Schritt rückwärts weg von Tourneforts Begriff der Gattung, die eine Gruppe von Arten war, also eine kollektive Kategorie. Die Gattung ist ein Mittel, so Tournefort, „um wie in einem Bouquet Pflan-

zen zusammenzubringen, die einander ähneln, und sie von denen abzugrenzen, denen sie nicht ähnlich sind“ (*Éléments de botanique*, 1694, S. 13). Der moderne Gattungsbegriff geht somit eher auf Tournefort zurück als auf Linnaeus. Stafleu (1971, S. 74) weist mit Recht darauf hin, „daß es eigentlich nicht Linnaeus war, der zum ersten Mal folgerichtig aufgestellte Definitionen (Diagnosen) und somit vergleichbare Beschreibungen von Gattungen vorlegte. Die Ehre hierfür gebührt dem pragmatischen Empiriker Tournefort.“

Das linnaeische Sexualesystem

Eine Klassifikation war für Linnaeus ein System, das dem Botaniker erlaubte, Pflanzen zu „erkennen“, d. h. sie rasch und sicher zu benennen. Ein solches System ließ sich nur aufstellen, wenn man gut definierte, beständige Merkmale benutzte. Die vegetativen Teile der Pflanzen zeigen viele Anpassungen an besondere Bedingungen und tendieren somit zu Konvergenzen (wie etwa zwischen Kakteen und Wolfsmilchgewächsen), wodurch sich die frühen Pflanzentaxonomen irreführen ließen. Linnaeus machte die Blüte zur Hauptquelle seiner Merkmale, hatte dies doch den großen Vorteil, daß die Unterschiede in der Zahl der Staubgefäße und Stempel (und mehrere andere Merkmale der Blüten) keine ad hoc Anpassungen sind, sondern, wie wir heute sagen würden, entweder ein zufälliges Nebenprodukt des zugrundeliegenden Genotypus oder anders Anpassungen zur Erleichterung der Bestäubung unabhängig vom Standort.

Linnaeus bezeichnete seine Methode, irreführend, als „Sexualesystem“. Diese Terminologie spiegelte seine Einschätzung der hervorragenden Bedeutung der Fortpflanzung wider: Die Fortpflanzung verrät den verborgenen Plan der Schöpfung. Tatsächlich sind Unterschiede in der Zahl der Staubgefäße und Stempel, so praktisch sie für die Identifikation auch sein mögen, von geringer oder gar keiner funktionalen Bedeutung. Aber Linnaeus hätte es für geschmacklos gehalten, dies offen zuzugeben, und so bezeichnete er sein System, um ihm eine philosophische Rechtfertigung zu geben, als Sexualesystem. In seinem *Systema Naturae* (1. Aufl.) legte er es 1735 zum ersten Mal in Form eines Schlüssels vor. Vier grundlegende Kriterien wurden benutzt: Zahl, Gestalt, Proportion und Lage. Die absolute Zahl war also nur einer der Merkmalskomplexe. Ob die Blüten sichtbar sind (später als Phanerogamen bezeichnet) oder nicht, wie viele Staubgefäße und Stempel eine Blüte hat, ob sie miteinander verwachsen sind oder nicht, und ob männliche und weibliche Elemente in der gleichen Blüte vorkommen – solcher Art waren die Merkmale, anhand derer Linnaeus 24 Klassen (Monandria, Diandria, etc.) unterschied. Die Klassen wiederum wurden mit Hilfe zusätzlicher Merkmale in Ordnungen unterteilt.

So künstlich dieses System auch war, für die praktischen Zwecke der Identifikation sowie für Speicherung und Wiedergewinnung von Information war es nützlich. Jeder Botaniker, der das Sexualesystem anwandte, würde zu dem gleichen Befund gelangen wie Linnaeus. Er brauchte nur eine relativ begrenzte Zahl von Namen von Blüten- und Fruchtteilen auswendig zu lernen, und konnte dann jede Pflanze identifizieren. Es überrascht nicht, daß fast alle das linnaeische System übernahmen. 1739 bereits erklärte der führende französische Botaniker Bernard de Jussieu, das linnaeische Verfahren sei, da exakter, dem seines Landsmannes Tournefort vorzuziehen; der Sieg war vollständig.

In einer Klassifikation auf der Basis der gemeinsamen Abstammung tritt jede Art

(oder jedes höhere Taxon) nur ein einziges Mal auf. Sie nimmt eine einziggeartete Stellung in der Hierarchie ein. Diese Einschränkung gilt für einen künstlichen Identifikationsschlüssel nicht. Ein variables Taxon kann wiederholte Male in verschiedene Paare eingeordnet werden. Man erinnere sich an die linnaeische Klassifikation hartschaliger Wirbelloser. Er stufte Typen mit Schale (Mollusken, Rankenfüßer, bestimmte Polychäten) in die Ordnung der Testacea ein, weiche Tiere dagegen, d. h. Mollusken ohne Schale (etwa Schnecken und Kopffüßer), Hohltiere und die Mehrheit der Polychäten in die Ordnung Mollusca. Aber bei der Aufzählung der Gattungen der Testacea, gab er in jedem Fall auch einen Mollusken-Gattungsnamen für das Weichtier an, etwa *Chiton* (Tier *Doris*), *Cypraea* (Tier *Limax*), *Nautilus* (Tier *Sepia*), *Lepas* (Tier *Triton*) und so weiter. Die Gattungen *Doris*, *Limax*, *Sepia* und *Triton* wurden als gültige Gattungen in der Ordnung Mollusca noch einmal aufgeführt. Das übergeordnete Anliegen von Linnaeus war die praktische Frage der Identifikation, und um diese zu erleichtern, schuf er sein System der doppelten Nennung (von Hofsten, 1963). Es war ein Kompromiß: die Schale diente der Bestimmung, das Tier gab die tatsächliche Position im System an. Man kann es als Versuch interpretieren, künstliche und natürliche Klassifikation gleichzeitig vorzunehmen.

Bedenkt man das offensichtlich Gekünstelte der Methode der logischen Zweiteilung, so überrascht, wie viele der von Linnaeus anerkannten Gattungen aus gut charakterisierten Gruppen von Arten heute noch als Gattungen oder Familien gelten. Eine genaue Untersuchung dieser Klassifikation bringt des Rätsels Lösung: Wie Cesalpino erkannte Linnaeus solche Gruppen zuerst durch Betrachten – danach erarbeitete er die Definition (die Essenz). In seiner *Philosophia botanica* (These 168) gab Linnaeus das offen zu. Dort sagt er: „Man muß den Gesamteindruck heimlich zu Rate ziehen, unterm Tisch, um die Bildung falscher Gattungen zu vermeiden.“ Als sein Sohn gefragt wurde, welches das Geheimnis seines Vaters sei, bei der Künstlichkeit seiner Methode so viele natürliche Gattungen geschaffen zu haben, antwortete er: „Es war nichts anderes als seine Erfahrung im Erkennen der Pflanzen an ihrem Gesamteindruck. Deshalb wich er oft von seiner eigenen Methode ab, denn er ließ sich nicht von einer Veränderung in der Zahl von Teilen stören, wenn nur der Charakter der Gattung bewahrt werden konnte.“ Linnaeus ging manchmal so weit, in dieselbe Gattung Arten hineinzupacken, die sich in ihrer Staubgefäßzahl unterschieden und in verschiedene Klassen seines Sexualsystems hätten eingestuft werden müssen! Er übernahm sogar das Merkmal einer Gattung unangetastet in spätere Auflagen seiner Werke, obgleich später hinzugefügte Arten Merkmale besaßen, die zu dem früheren generischen Merkmal im Widerspruch standen. Bei seinen Tierklassifikationen war er genauso inkonsequent. Die Schaflausfliege (*Melophagus ovinus*), eine flügellose Fliege wurde von ihm ohne Zögern unter die „zweiflügeligen Insekten“ (Diptera) eingeordnet. Es gibt eine Fülle ähnlicher Fälle in Linnaeus zoologischen Werken, wo pragmatische Erwägungen gegenüber philosophischen Prinzipien die Oberhand behielten (siehe auch Winsor, 1976 a).

Buffon

Das 18. Jahrhundert war das große Zeitalter der Naturgeschichte. Es war Zeuge der heroischen Seereisen von Kapitän Cook, von Bougainville und Comerson (Stresemann, 1949). Das neu auflebende Interesse an der Natur kam nicht nur in den Schriften Rous-

seaus zum Ausdruck, sondern auch in den Werken der Mehrheit der „philosophes“ der Aufklärung. Es war das Jahrhundert der Naturalienkabinetts, die im Besitz nicht nur von Königen und Fürsten waren, sondern auch von reichen Bürgern wie George Cliford (1685–1760) in Holland, Sir Hans Sloane (1660–1753) und Sir Joseph Banks (1743–1820) in England sowie anderen in Frankreich und anderen europäischen Ländern [18]. Eine Ambition solcher Mäzene der Naturgeschichte war die Veröffentlichung eines wissenschaftlichen Katalogs ihrer Sammlungen.

Bücher über die Natur wurden zunehmend populär, aber keines hatte einen solch spektakulären Erfolg wie Buffons *Histoire naturelle*. Obgleich dieses Werk sich, wie Linnaeus' taxonomische Abhandlungen, mit der Vielgestaltigkeit der Natur befaßte, war doch Buffons Methodik grundlegend anders. An einer Identifikation von Exemplaren lag ihm herzlich wenig, er wollte vielmehr lebensvolle Bilder der verschiedenen Tiersorten zeichnen. Die Pedanterie der Scholastiker und Humanisten lehnte er ab und wollte mit ihrer Betonung logischer Kategorien, Essenzen und Diskontinuitäten nichts zu tun haben. Er neigte eher dazu, Ideen zu bevorzugen, wie sie von Leibniz verbreitet wurden, bei denen das Schwergewicht auf Lückenlosigkeit sowie Kontinuität, ferner auch auf dem aristotelischen Konzept der Stufenleiter der Vervollkommnung lag. In Buffons Augen war dies eine weit überlegenere Sicht der Natur als die staubtrockene Kategorien-einteilung der „nomenclateurs“, wie er Linnaeus und seine Schüler verächtlich nannte. Das Studium Newtons führte ihn in die gleiche Richtung. Zeigte nicht das Gesetz der Schwerkraft und die anderen physikalischen Gesetze, daß es eine von allgemeinen Gesetzen bewirkte Einheit in der Natur gab? Warum diese Einheit zerschneiden und zerstören, indem man sie in Arten, Gattungen und Klassen zerteilte? Die Natur kennt keine Arten, Gattungen und anderen Kategorien; sie kennt nur Individuen, erklärte er 1749 im ersten Band seiner *Histoire naturelle*, alles ist Kontinuität (aber bereits 1749 schloß er Arten von dieser summarischen Behauptung aus). Buffons erste Liebe war die Physik und Mathematik gewesen, und obwohl er vorher schon etwas mit Naturgeschichte vertraut gewesen war, erwachte erst nach seiner Ernennung zum Direktor des Jardin du Roi (heute Jardin des Plantes) im Jahr 1739, mit 32 Jahren, sein lebhaftes Interesse an der Mannigfaltigkeit der organischen Welt.

Buffon und Linnaeus wurden 1707 geboren; die beiden Männer hätten nicht gegensätzlicher sein können. Das galt zunächst auch für ihre Schüler. Die Anhänger von Linnaeus betonten alle jene Aspekte des taxonomischen Verfahrens, die die Identifikation erleichterten, wohingegen Buffon und die französische Schule ihre Aufmerksamkeit vordringlich auf das Verstehen der organismischen Vielgestaltigkeit konzentrierten. Die Linnaeus-Schüler unterstrichen Diskontinuität, Buffon dagegen Kontinuität. Linnaeus vertrat die platonische Philosophie und thomistische Logik, während Buffon von Newton, Leibniz und dem Nominalismus beeinflusst war. Linnaeus konzentrierte sich auf „essentielle“ Merkmale, recht oft auf ein einzelnes entscheidendes Merkmal, da, wie er behauptete, die Beschäftigung mit beschreibenden Details das Erkennen der essentiellen Merkmale verhindern würde. Buffon dagegen bestand darauf, daß wir „alle Teile des Objekts benutzen müssen, das wir studieren“, einschließlich seiner inneren Anatomie, seines Verhaltens und seiner Verbreitung.

Für die Darstellung der Säugetiere war Buffons Methode hervorragend geeignet, sie war lediglich eine Fortsetzung der Tradition früherer Klassifikatoren (etwa Gesner). Die Zahl der Säugetierarten war begrenzt und die Identifikation selten ein Problem. Nur Botaniker, wie Ray und Linnaeus, hatten die Prinzipien der Logik auf die Klassifikation

von Tieren angewandt. Als Buffon Säugetiere in Haustiere und wildlebende Tiere unterteilte, rechtfertigte er diese Aufteilung damit, daß sie „die natürlichste sei“. Für ihn bedeutete „natürlich“ dasselbe wie praktisch, und nicht „die Essenz ausdrückend“, wie für Linnaeus [19].

Etwa um 1749 begannen sich Buffons Ansichten zu wandeln und das schließlich um so mehr, je mehr seine Kenntnis von Organismen zunahm (Roger, 1963, S. 566). Während er etwa 1749 noch radikal an der Möglichkeit irgendeiner Klassifikation lebender Organismen zweifelte, gab er bereits 1755 zu, daß es verwandte Arten gäbe. 1758 machte er sich noch über die Idee von Gattungen lustig, aber 1761 akzeptierte er sie als Erleichterung bei der schwierigen Aufzählung der „kleinsten Objekte der Natur“, und etwa 1770 schließlich macht er die Gattung zur Grundlage seiner Klassifikation der Vögel, wahrscheinlich noch mit dem inneren Vorbehalt, sie sei willkürlich. Obgleich er eine gemeinsame Abstammung von Haustier„gattungen“ zugesteht, waren das natürlich nur biologische Arten. Darüber hinaus machte er sich von 1761 an das Konzept der Familie zu eigen. Allerdings darf man nicht vergessen, daß Buffon niemals den Versuch machte, das ganze Tier- und Pflanzenreich zu klassifizieren. In der Tat besteht seine *Histoire naturelle* zum großen Teil aus Monographien einzelner Säugetierarten. Diese sind sowohl literarisch als auch wissenschaftlich hervorragend und hatten einen enormen Einfluß auf die Ausbildung junger Zoologen. Doch war das kein Material, das als Fundament für die Entwicklung einer allgemeinen Theorie der Systematik dienen konnte – etwas, woran Buffon einfach nicht interessiert war.

Wenn auch von entgegengesetzten Polen ausgehend, näherten sich Linnaeus und Buffon mit dem Fortschreiten ihrer Arbeit in ihren Vorstellungen zunehmend einander an. Linnaeus liberalisierte seine Vorstellungen über die Unveränderlichkeit der Arten, und Buffon gestand (entgegen den Ansichten der Nominalisten) zu, daß es möglich sei, Arten nicht-willkürlich als Fortpflanzungsgemeinschaften zu definieren (*Hist. nat.* 1753, IV, S. 384–386). Allerdings übernahm Buffon niemals Linnaeus' Ansichten über das Wesen der Gattung, d. h. die Vorstellung, daß sie die objektivste aller Kategorien sei. Zudem waren seine Kriterien für die Anerkennung höherer Taxa völlig anders als die, die Linnaeus zu benutzen behauptete (Gesamtheit aller charakteristischen äußerlich erkennbaren Merkmale gegenüber einzelnen unterscheidenden Merkmalen als Ausdruck der Essenz).

Gegen Ende ihres Lebens, etwa in den siebziger Jahren des 18. Jahrhunderts, unterschieden sich die taxonomischen Methoden von Linnaeus und Buffon so wenig, daß bei ihren Schülern die beiden Traditionen miteinander verschmolzen. Lamarck, ein Schützling Buffons, erklärte noch laut und entschieden, Kategorien existierten nicht, sondern nur Individuen, sobald er aber sein Glaubensbekenntnis zu Protokoll gegeben hatte, maß er ihm in seinen taxonomischen Werken keine große Bedeutung mehr bei. Das gleiche gilt für Lacépède. Bei Cuvier schließlich ist die Buffonsche nominalistische Tradition nicht mehr erkennbar.

Ein Neubeginn in der Tierklassifikation

Im 17. und 18. Jahrhundert machte die Tierklassifikation geringe Fortschritte. Ja, die linnaeische Klassifikation der Wirbellosen war ein Rückschritt gegenüber der des Aristoteles. All dies änderte sich über Nacht, 1795, mit der Veröffentlichung von George Cuviers

(1769–1832) *Mémoire sur la structure interne et externe, et sur les affinités des animaux auxquels on a donné le nom des vers* [20]. Das von Linnaeus unter dem Namen Würmer anerkannte Taxon, das alles mögliche enthielt, wurde von Cuvier in sechs neue Klassen gleichen Ranges unterteilt: Mollusken, Crustaceen, Insekten, Würmer, Stachelhäuter und Zoophyten. Siebzehn Jahre später beraubte er die Wirbeltiere ihrer bevorzugten Stellung, indem er einige Wirbellose zum gleichen Rang erhob und alle Tiere in vier Stämme („embranchements“) einordnete: Wirbeltiere, Mollusken, Arthropoden und Radiata (Cuvier, 1812). Innerhalb dieser höchsten Taxa erkannte er eine Reihe neuer Klassen, Ordnungen und Familien an, die bis dahin zusammengeworfen oder völlig übersehen worden waren. Die Mollusken und Testazeen von Linnaeus faßte er zur Klasse der Mollusca zusammen. Qualle (Medusa) und Seeanemone (Actinia) nahm er aus der Gruppe der Mollusken heraus und ordnete sie unter den Zoophyten ein.

Das Wichtigste an Cuviers Beitrag zur Tierklassifikation war seine Entdeckung des großen Informationsgehalts der inneren Anatomie der Wirbellosen. Beim Sezieren zahlreicher Wassertiere fand er eine Fülle neuer Merkmale und neuer Organisationstypen. Dies begründete die große Tradition der vergleichenden Zoologie der Wirbellosen. Seine Befunde ließen ihn als ersten eine Reihe von Taxa erkennen, die heute noch als gültig angesehen werden.

Äußerst bemerkenswert an Cuviers gewaltigem Beitrag ist, daß er sich zwar auf ein sorgfältig ausgearbeitetes System von Begriffen und Gesetzen gründet, begrifflich jedoch kein Fortschritt gegenüber den Prinzipien der aristotelischen Logik war. Wieder liegt der Nachdruck auf einer Abwärtsklassifikation durch Teilung, und immer noch sucht er nach der Essenz, der wahren Natur jeder Gruppe, und Merkmale werden immer noch auf der Grundlage ihrer funktionalen Bedeutung bewertet. Dennoch führte Cuvier eine Reihe von Neuerungen ein.

Cuvier und die Korrelation von Merkmalen

Cuvier meinte, bestimmte physiologische Systeme seien von solch großer Bedeutung, daß sie die Ausprägung aller anderen Merkmale steuerten. Dies war ein neues Konzept, ein neuer Ausgangspunkt. Die Taxonomen vor Cuvier waren im ganzen gesehen so vorgegangen, als sei jedes einzelne Merkmal von jedem anderen unabhängig und als besäße jeder Organismus mit einem anderen Merkmal eine andere Essenz. Buffon war als erster mit diesem atomistischen Ansatz nicht einverstanden. Ein Organismus war kein willkürliches Gemisch von Merkmalen, wie man aus den Schriften der Linnaeus-Anhänger entnehmen mochte; die Zusammenstellung der Merkmale war vielmehr durch deren „Korrelation“ diktiert. Cuvier verarbeitete Buffons recht allgemeine Vorstellungen zu einem konkreten Prinzip, dem Prinzip der *Korrelation von Teilen* (siehe Kap. 8): Die verschiedenen Teile eines Organismus sind in solchem Maße wechselseitig voneinander abhängig, daß ein Anatom aus dem Zahn eines paarzehigen Huftiers sofort auf die vermutliche Struktur anderer Teile der Anatomie dieses Tieres schließen kann. Alle Funktionen eines Organismus sind wechselseitig voneinander abhängig, und zwar so eng, daß sie nicht unabhängig von anderen variieren können:

„In dieser gegenseitigen Abhängigkeit der Verrichtungen, und dieser Hülfe, die sie sich abwechselnd leisten, sind die Gesetze gegründet, welche die Verhältnisse ihrer

Organe bestimmen, und welche mit den metaphysischen und mathematischen Gesetzen von gleicher Notwendigkeit sind. Denn es ist ausgemacht, daß die gehörige Harmonie zwischen den Organen, welche aufeinander wirken, eine notwendige Bedingung des Daseyns des Wesens ist, welchem sie angehören, und daß, wenn eine dieser Verrichtungen auf eine Art eingerichtet wäre, die mit den Einrichtungen der anderen nicht bestehen könnte, das Wesen würde nicht existieren können.“ (*Leçons d'anatomie comparée*, 1800, S. 51; zit. nach der dt. Ausg. *Erste Vorlesung: Thierische Oeconomie*, 4. Abschn., S. 58).

Seit Cuvier das Prinzip der korrelierten Variation proklamierte, haben es erfahrene Taxonomen als einen der wichtigsten Anhaltspunkte für die Bewertung von Merkmalen benutzt. Es kann ad hoc-Spezialisierungen im Zusammenhang mit der Besetzung spezieller adaptiver Zonen anzeigen, ebenso aber fest verwurzelte genetische Integration, wie sie in der Merkmalskonstanz in höheren Taxa zum Ausdruck kommt. Anscheinend der erste, der die Aufmerksamkeit auf die Bedeutung einer derartigen Konstanz lenkte, war Lamarck in seinem Werk *Flore Française* (1778), gefolgt kurz darauf von Jussieu. Cuvier jedoch ging weiter; statt lediglich die Aufmerksamkeit auf eine Korrelation von Teilen zu lenken, besaß er ein differenziertes System der Gewichtung von Merkmalen: sein *Prinzip des abgestuften Ranges der Merkmale* (siehe unten).

In seiner Betrachtungsweise unterscheidet sich Cuvier von Linnaeus darin, daß es ihm tatsächlich um die Klassifikation und ihre Prinzipien geht, und nicht um ein Identifikationsschema. In seinem *Mémoire* (1795) macht er sich, wie Réaumur vor ihm, nicht einmal die Mühe, Gattungen oder Arten zu beschreiben. Sein eigentliches Ziel brachte er mit folgenden Worten zum Ausdruck:

„Kurz gesagt, ich habe dieses Essay über die Aufteilung nicht zu dem Zweck vorgelegt, daß es als Ausgangspunkt für die Bestimmung des Namens von Arten dient; dafür wäre ein künstliches System leichter, und das ist auch richtig. Mein Ziel war es, die Natur und die wahren Verwandtschaftsbeziehungen der *animaux à sang blanc* [Wirbellose] besser bekannt zu machen, indem ich das, was über ihre Struktur und allgemeine Eigenschaften bekannt ist, auf allgemeine Prinzipien reduziere.“

Lamarck

So groß der Unterschied im Philosophischen zwischen Jean Baptiste de Lamarck (1744–1829) und Cuvier auch war, ihre Beiträge zur Klassifikation waren bemerkenswert ähnlich (Burkhardt, 1977). Auch Lamarck führte zahlreiche wertvolle Neuerungen in der Klassifikation der Wirbellosen ein und befaßte sich mit Problemen wie der Stellung der Rankenfüßer und Manteltiere oder der Anerkennung der Spinnentiere und Anneliden als eigene Taxa. In der Tat lieferte Lamarck, von den Protozoen bis zu den Molusken, zahlreiche Beiträge zur Taxonomie; seine Theorie der Klassifikation war jedoch ebenso konventionell wie die Cuviers. Lamarck begann in dem Glauben, die Tierwelt sei eine einzige Reihe, beginnend bei den einfachsten Infusorien und im Menschen gipfelnd. Demzufolge versuchte er jedes höhere Taxon nach seinem jeweiligen „Vervollkommnungsgrad“ einzustufen. Später gab er seine Vorstellung von einer einzigen *scala naturae* immer mehr auf, zum Teil unter dem Einfluß Cuviers, der diese Rangfolge durch vier *embranchements* (Stämme) ersetzt hatte, zum Teil auch aufgrund eigener vergleichender Studien. Zunächst gab er lediglich zu, es gäbe Arten und Gattungen, die in-

folge der „Macht der Umstände“ von der geraden Linie abweichen, schließlich aber räumt er ein, daß sich die „masses“ (höheren Taxa) verzweigten, und seine schließliche Darstellung der Verwandtschaftsbeziehungen unter den Tieren (1815) unterscheidet sich im Prinzip nicht von einem phylogenetischen baumartigen Diagramm, wie man es Ende des 19. Jahrhunderts in der Literatur erwarten würde. Wiederholt betonte Lamarck, wie wichtig seiner Ansicht nach die Tätigkeit der Klassifikation sei, da „das Studium von Ähnlichkeiten (affinities) ... heute als Hauptinstrument für den Fortschritt der Naturwissenschaft angesehen werden sollte“.

Taxonomische Merkmale

Klassifikation ist das Ordnen von Taxa auf der Grundlage ihrer Ähnlichkeit und Verwandtschaftsbeziehungen, die durch ihre taxonomischen Merkmale bestimmt oder aus ihnen abgeleitet werden. Diese Definition zeigt die entscheidende Bedeutung taxonomischer Merkmale für die Erstellung von Klassifikationen. Von den Anfängen der Geschichte der Taxonomie bis heute gehen jedoch die Meinungen darüber auseinander, welche Merkmale für taxonomische Analysen die brauchbarsten, ja, welche überhaupt gerechtfertigt sind. Die Geschichte der Klassifikation ist zum großen Teil eine Geschichte der Auseinandersetzungen über diesen Punkt. Die Griechen waren sich völlig dessen bewußt, daß nützliche, z. B. heilende Eigenschaften oder das Vorhandensein von Stacheln wenig mit anderen, anscheinend tiefer verwurzelten Eigenschaften einer Pflanze zu tun haben. Auch die Essentialisten, deren Klassifikation auf logischer Zweiteilung beruhte, waren davon überzeugt, daß einige Merkmale bedeutsamer waren als andere. Zwar war ihre Terminologie der essentiellen und akzidentiellen Merkmale durch das scholastische Dogma belastet, doch waren sie einer Wahrheit auf der Spur, die erst Jahrhunderte später begriffen werden sollte. Seit Cesalpino erkannte man allgemein an, daß nicht-morphologische Merkmale, wie das Verhältnis zum Menschen (angebaut gegenüber wildwachsend), saisonabhängiges Erscheinungsbild (laubabwerfend gegenüber immergrün) oder Standort, für die Aufstellung nützlicher Klassifikationen weniger geeignet waren als Strukturmerkmale. Infolgedessen hat die Verwendung von Strukturmerkmalen seit dem 16. Jahrhundert im Vordergrund gestanden.

Von Cesalpino bis heute hat es drei große Kontroversen um die taxonomischen Merkmale gegeben: (1) Sollte man nur ein einziges Schlüsselmerkmal (*fundamentum divisionis*) oder mehrere („alle nur möglichen“) Merkmale benutzen? (2) Sollten nur morphologische Merkmale oder auch ökologische, physiologische und Verhaltensmerkmale zugelassen werden? (3) Sollten Merkmale „gewichtet“ werden oder nicht – und wenn, anhand welcher Kriterien?

Schon Aristoteles hatte festgestellt, daß einige Merkmale für die Abgrenzung von Tiergruppen brauchbarer seien als andere, und in der gesamten Geschichte der Taxonomie stimmten nur sehr wenige Autoren dieser Feststellung nicht zu. (Zu den wenigen Ausnahmen gehören die numerischen Phänetiker [siehe unten] in einigen ihrer früheren Schriften [Sokal und Sneath, 1963]. Sie treten für eine gleiche Bewertung aller Merkmale ein.) Die Frage hieß also nicht: gewichten oder nicht, es ging vielmehr um zwei andere Probleme: Welche Prinzipien sollte man der Bewertung eines Merkmals zugrundelegen? Und: Wie sollte man eine Bewertungsskala in eine Klassifikation umsetzen? Zu bedenken ist: Ein Verfasser kann ein von einem anderen Verfasser benutztes spezielles Bewer-

tungskriterium ablehnen; das muß aber nicht bedeuten, daß er die Methode der Bewertung als solche ablehnt. Buffon und Adanson traten für die Benutzung von „so vielen Merkmalen wie möglich“ ein, sie schlugen aber keineswegs eine gleichmäßige Gewichtung aller Merkmale vor.

Solange Klassifikationen im Grunde Identifikationsschlüssel waren, erforderten sie zwangsläufig, daß man sich auf einzelne Merkmale stützte. Es spielte keine Rolle, ob die mit diesem Verfahren erzielten Gruppen heterogen waren, solange der Zweck der Identifikation erreicht werden konnte. Erfahrene Botaniker wußten, daß kein Teil einer Pflanze mehr und bessere diagnostische Züge besaß als der „Fruchtstand“ (Blüten, Früchte und Samen). Ein besonderer Vorteil dieses strukturellen Systems ist seine große Zahl quantifizierbarer Merkmale, etwa die Zahl der Blütenblätter, Staubgefäße und Stempel. Blüten hatten den zusätzlichen Vorteil, daß sie innerhalb einer Art wenig variieren (im Vergleich zu den meisten Aspekten der Belaubung) und dennoch aus einem reichen Sortiment variabler Teile zusammengesetzt sind, die artspezifische Unterschiede aufweisen. Niemand wies mit mehr Fleiß und Erfolg auf solche Unterschiede hin als Linnaeus, wenngleich einige seiner Zeitgenossen ihn dafür verwünschten, daß er Merkmale benutzte, die nur mit Hilfe einer Handlupe zu sehen waren.

Kein Essentialist hätte zugegeben, daß er den Fruchtstand wegen seiner praktischen Vorteile benutzte. Stattdessen konstruierten sie einen komplizierten Mythos, an den sie anscheinend selbst glaubten; bestimmte Aspekte einer Pflanze waren irgendwie wichtiger als andere und brachten somit die Essenz besser zum Ausdruck. Cesalpino stufte Ernährung wie auch das Resultat der Ernährung (Wachstum) am höchsten ein, während er der Fortpflanzung (verkörpert im Fruchtstand) den zweithöchsten Rang zuwies: Da das Vorsorgen für den Fortbestand einer Pflanze in der nächsten Generation der zweitwichtigste Anhaltspunkt für die Essenz ist, sind alle Aspekte der Fruchtbildung (Blüten und Samen) die zweitwichtigsten Merkmale. Im Unterschied zu Cesalpino schätzte Linnaeus den Fruchtstand höher ein als das Wachstum, und er stellte ganz einfach fest (*Phil. Bot.*, These 88), „die Essenz der Pflanze besteht aus ihrem Fruchtstand“. Daß die Blüten wegen ihrer Nützlichkeit und nicht so sehr aus philosophischen Gründen ausgewählt wurden, läßt sich am besten damit beweisen, daß sie auch heute bei Identifikationsschlüsseln an hervorragender Stelle benutzt werden, obgleich das Argument ihrer „funktionalen Bedeutung“ schon vor zweihundert Jahren ad acta gelegt wurde.

Gewiß waren sich die Botaniker von Gesner (1567) und Cesalpino (1583) bis zu Linnaeus alle über die Bedeutung des Fruchtstandes einig, doch ließ dies wegen der Vielzahl der Merkmale, die mit der Fruchtbildung zu tun haben, immer noch einen großen Entscheidungsspielraum. Verschiedene Botaniker wählten unterschiedliche Merkmale für ihre erste Unterteilung aus: Tournefort und Rivinus die Blütenkrone, Magnol den Blütenkelch, Boerhave die Frucht, Siegesbeck die Samen und Linnaeus Staubgefäße und Stempel. Es wäre schwierig gewesen, diese Komponenten des Fruchtstandes rangmäßig nach ihrer funktionalen Bedeutung einzuordnen. Infolgedessen spalteten sich die vorlinnaeischen Botaniker weitgehend nach Nationalitäten. Die Engländer folgten Ray, die Deutschen Rivinus (Bachmann) und die Franzosen Tournefort. Da Identifikation das Hauptziel war, wurde Tourneforts System, das einfacher, präziser und leichter zu merken war als die beiden anderen, von immer mehr Botanikern übernommen, bis es durch das sogar noch praktischere linnaeische Sexualsystem ersetzt wurde.

Als während des 17. und 18. Jahrhunderts die Zahl der bekannten Tiere rapide anwuchs, wurden immer häufiger morphologische Merkmale benutzt, aber kein Zoologe

hatte jenes brennende Interesse an der Methodik wie die zeitgenössischen Botaniker. Immer noch gab man häufig ökologischen Kriterien den Vorzug, vor allem bei Gruppen, die keine Wirbeltiere waren. Vallisnieri (1713) zum Beispiel unterteilte die Insekten in vier Hauptgruppen: solche, die auf Pflanzen wohnen; solche, die im Wasser wohnen (einschließlich Crustaceen); solche, die auf Felsgestein und im Boden wohnen; und solche, die in oder auf Tieren leben. Wurden doch einmal morphologische Merkmale verwandt, so waren sie häufig schlecht gewählt, zum Beispiel als Linnaeus die fischförmigen Wale unter die Fische einordnete oder als er die Mehrheit der Wirbellosen als Würmer (Vermes) zusammenfaßte.

Cuviers Prinzip des abgestuften Ranges von Merkmalen – verschiedene Teile in einem Organismus haben unterschiedliche taxonomische Werte –, war ein Gewichtungssystem. In seinen früheren Arbeiten (vor etwa 1805) nahmen die Ernährungsorgane und insbesondere die Organe des Blutkreislaufs die erste Stelle unter den Schlüsselmerkmalen seiner höheren Taxa ein. Um 1807 jedoch war dem Nervensystem schließlich der Rang des Spitzenmerkmals zuerkannt worden, und es spielte nunmehr die wichtigste Rolle bei Abgrenzung und Einstufung der vier *embranchements* (Coleman, 1964). Auf der Ebene der niedrigeren Kategorien maß Cuvier häufig dem gleichen Merkmal bei verschiedenen Tiergruppen unterschiedliches Gewicht zu. Zum Beispiel definieren Zahnmerkmale bei den Säugetieren Ordnungen, bei den Reptilien Gattungen, bei den Fischen aber nur Arten. Die Struktur der Füße, um ein weiteres Beispiel zu nennen, hat für Säugetiere den Wert eines Ordnungsmerkmals, da Füße ihr Hauptfortbewegungsinstrument sind, wohingegen sie bei Vögeln, wo die Flügel von hervorragender Bedeutung sind, einen viel geringeren Wert als taxonomisches Merkmal hat. Nichtsdestoweniger war Cuvier der Ansicht, daß bestimmte Merkmale mit einem bestimmten Rang in der Hierarchie der Kategorien assoziiert seien. Sein Prinzip des abgestuften Ranges von Merkmalen ist offenkundig mehr oder weniger nichts anderes als das a priori-Bewertungssystem der Botaniker, außer daß bei den Tieren, in traditionell aristotelischer Manier, das „Empfindungsvermögen“ den höchsten Rang einnimmt, weswegen die primären Merkmale vom Nervensystem abgeleitet sind. Zwar revolutionierte Cuvier die Klassifikation der Wirbellosen, doch tat er das nicht durch die Einführung neuer Begriffe, sondern vielmehr dadurch, daß er einen ganzen neuen Komplex von Merkmalen einführte, nämlich der Merkmale der inneren Anatomie.

Eine zweite Revolution in der Verwendung von Tiermerkmalen, die ebenfalls nichts mit neuen Begriffen zu tun hat, war das Resultat technischen Fortschritts, der Erfindung des Mikroskops. Die Einführung optischer Instrumente in die Erforschung der Naturgeschichte (etwa 1673) durch van Leeuwenhoek war eine Innovation, deren volle Auswirkung auch heute noch nicht völlig erschöpft ist (wie die vor kurzem mit Hilfe des Rasterelektronenmikroskops erzielten Entdeckungen erkennen lassen). Sogar Staubgefäße und Stempel, die Schlüsselmerkmale im Linnaeischen System, sind am besten in Vergrößerung zu sehen. Das Studium der Skulptur der Deckflügel von Käfern oder der Fühler, des Geäders der Flügel und des Genitalapparats aller Insekten erfordert zumindest ein Vergrößerungsglas; für die Erforschung der im Wasser lebenden Wirbellosen, der Algen, Protozoen und anderen Protisten ist ein Mikroskop unerlässlich.

Die Forschung mit dem Mikroskop nahm nach den zwanziger Jahren des 19. Jahrhunderts rasch zu. Die sorgfältige histologische Untersuchung von Lebewesen aller Größen führte zur Entdeckung taxonomisch wichtiger Sinnesorgane, Drüsen, akzessorischer Strukturen des Fortpflanzungs- und Verdauungssystems, und unbekannter Einzelheiten

des Nervensystems. Später kamen gänzlich neuartige Merkmale (beispielsweise chromosomale und biochemische Unterschiede) hinzu, ebenfalls dank des technologischen Fortschritts. Zwar schien die Zahl der dem Taxonomen zur Verfügung stehenden Merkmale rasend schnell zuzunehmen, doch reichten die neuen Informationen nicht aus, um wichtige Kontroversen über Verwandtschaftsbeziehungen aus der Welt zu schaffen.

Das Dogma, daß ein besonderer Typ von Merkmalen als Grundlage der Klassifikation am besten geeignet sei, wurde bereits zu Linnaeus' Lebenszeit heftig angegriffen. Doch wurde nicht so sehr das Prinzip des Gewichtens an sich abgelehnt, es waren vielmehr die Überlegungen, anhand derer die Gewichtung vorgenommen werden sollte. Zuerst war, wie oben beschrieben, die funktionale Bedeutung als einziges, die taxonomische Brauchbarkeit bestimmendes Gewichtungskriterium zugelassen. Zu gegebener Zeit wurden jedoch völlig neue Bewertungskriterien vorgeschlagen. Lamarck, Cuvier und de Jussieu betonten die Bedeutung „konstanter“ Merkmale. De Candolle legte besonderes Gewicht auf Symmetrien, die bei Pflanzen in der Tat häufig für Gattungen und ganze Familien charakteristisch sind. Solche Symmetrien finden sich bei den Blüten, den Blattständen und anderen Pflanzenmerkmalen.

Polythetische Taxa

Die Gattung (auf jeder Ebene) wird für den Essentialisten repräsentiert durch die Gesamtheit aller „Arten“ (d. h. untergeordneten Taxa) mit gemeinsamer Essenz, oder, wie es später von Taxonomen ausgedrückt wurde, durch die Arten mit bestimmten gemeinsamen „Merkmalen“. Seit den ersten Anfängen der Klassifikation entstanden erhebliche Schwierigkeiten durch Individuen oder Arten, denen das eine oder andere für das Taxon „typische“ (d. h. essentielle) Merkmal fehlte. Pedanten pflegten solche Arten in verschiedene Gattungen einzuordnen; die erfahreneren Taxonomen, wie etwa Linnaeus, übersahen die Diskrepanz einfach. Ja, es wurden höhere Taxa gefunden, die nur durch eine Kombination von Merkmalen zuverlässig definiert werden konnten, von denen jedes auch außerhalb des betreffenden Taxon auftreten oder gelegentlich bei einem Vertreter des Taxon fehlen konnte. In derartigen Fällen ist eine einzelne Besonderheit für die Zugehörigkeit zu einem solchen Taxon weder notwendig noch ausreichend.

Obleich dies in einigen Aussagen von Ray bereits implizite enthalten ist, scheint Adanson der erste gewesen zu sein, der das deutlich erkannte. Vicq-d'Azyr (1786) stellte fest, daß „eine Gruppe völlig natürlich sein und doch kein einziges Merkmal haben kann, das allen Arten, aus denen sie sich zusammensetzt, gemeinsam ist“. Heincke (1898) zeigte, daß zwei Fischarten, Hering und Sprotte, sich in acht strukturellen Merkmalen voneinander unterscheiden, daß aber nur zehn Prozent der Individuen in allen diesen Merkmalen verschieden sind. Beckner (1959) erkannte dieses Prinzip als erster formal an, indem er Taxa als „polytypisch“ bezeichnete, die auf Merkmalskombinationen beruhen. Da jedoch der Terminus „polytypisch“ in der Taxonomie bereits in anderer Bedeutung benutzt wurde, ersetzte Sneath (1962) ihn durch den Ausdruck *polythetisch*.

Die Kennzeichnung höherer Taxa durch polythetische Merkmalskombinationen war das endgültige Ende einer essentialistischen Definition. Schon lange zuvor jedoch war das gesamte Konzept der Schlüsselmerkmale, das für die Methode der logischen Zweiteilung notwendig war, heftig angegriffen worden, und dies hatte, als die Zeit dafür reif war, zu einem völlig neuen Konzept der Klassifikation geführt.

Aufwärtsklassifikation durch empirische Gruppierung

Als die europäischen Botaniker und Zoologen von der Lawine neuer Gattungen und Familien aus den Tropen überschwemmt wurden, erwies sich die Abwärtsklassifikation auf der Grundlage aristotelischer Logik, also die Methode von Cesalpino bis Linnaeus, als mehr und mehr unzureichend. Man hatte erwartet, daß die dichotomische Zweiteilung zwei Zwecke erfüllte: daß sie die Ordnung der Natur (den Bauplan der Schöpfung) enthülle, und zugleich einen geeigneten Identifikationsschlüssel abgäbe. Die Praxis zeigte jedoch, daß diese beiden Ziele miteinander unvereinbar waren und daß eine konsequente Anwendung der Prinzipien des logischen Systems in der Regel zu absurden Resultaten führte. Eine rückblickende Analyse dieser Klassifikationstheorie zeigt, daß sie zumindest drei grundlegende Schwächen aufwies:

1. Ist lediglich eine begrenzte Fauna oder Flora zu klassifizieren, so genügt ein Identifikationssystem, wie es die logische Zweiteilung liefern kann. Doch lassen sich mit dieser Methode keine „natürlichen“ Gruppen von Arten und Gattungen bilden, wie man sie für die Klassifikation sehr großer Faunen und Floren benötigt.

2. Bei jedem Schritt kann nur ein einziges Merkmal benutzt werden. Die Auswahl dieses Merkmals wurde von seiner angeblichen Fähigkeit bestimmt, die Essenz der „Gattung“ zu offenbaren. Jedoch ist die These, bestimmte Merkmale (zum Beispiel jene mit größerer funktionaler Bedeutung) seien besser geeignet, die Essenz eines Taxon zu enthüllen als andere, weder theoretisch noch praktisch gerechtfertigt. Damit verliert das ganze System der Bewertung von Merkmalen nach ihrer vermutlichen funktionalen Wichtigkeit seine Gültigkeit.

3. Die ganze Philosophie des Essentialismus, auf dem die Methode der logischen Zweiteilung beruhte, ist ungültig und daher als Grundlage einer Klassifikationstheorie ungeeignet.

Die drastische Umwälzung im philosophischen Denken des 17. und 18. Jahrhunderts konnte nicht ohne Einfluß auf das Denken der klassifizierenden Naturforscher bleiben. Eine Reihe von Historikern hat es als faszinierende Herausforderung empfunden, festzustellen, welch relativen Einfluß die wissenschaftliche Revolution und die Aufklärung, die philosophischen Vorstellungen Lockes mit ihrer Betonung des Nominalismus und Empirizismus, die Philosophie Kants und die Ideen Newtons und Leibniz' mit ihrem Schwergewicht auf der Kontinuität, auf das Denken von Buffon, Linnaeus und ihre Schulen hatten. Daß Buffon sich über die „nomenclateurs“ (womit er die Linnaeus-Anhänger meinte) lustig machte, war eine der Manifestationen dieser philosophischen Einflüsse.

Nimmt man jedoch die taxonomischen Arbeiten des 18. Jahrhunderts genau unter die Lupe, so wird deutlich, daß rein praktische Überlegungen eine große, wenn nicht sogar die dominierende Rolle bei der Gestaltung taxonomischer Konzepte spielten. Die praktischen Schwierigkeiten einer Abwärtsklassifikation wurden mit jedem Tag deutlicher. Welche Gültigkeit hatte eine Methode, die sogar den großen Linnaeus zwangen, zu „mogeln“ und seine Arten sozusagen „unter dem Tisch“ zu sortieren, weil die aristotelische Logik versagte? Wie sollten seine weniger erfahrenen Anhänger verhindern, daß sie zu völlig absurden Klassifikationen gelangten? Man versteht die grundlegenden Veränderungen in der taxonomischen Theorie zwischen 1750 und 1850 nicht, wenn man nicht gleichzeitig fragt, welche neuen Anforderungen an die taxonomische Praxis ge-

stellt wurden, und sich klar macht, daß die philosophischen Fundamente der Abwärtsklassifikation allmählich am Einbrechen waren.

Mit der Zeit wurde klar, daß es nutzlos war, die von oben nach unten erfolgende, aufgliedernde Klassifikation retten zu wollen, indem man sie abänderte, und daß der einzige Ausweg war, sie durch eine ganz andere Methode zu ersetzen: die *aufwärtsgerichtete* oder *aufbauende Klassifikation*. Bei diesem Verfahren beginnt man unten, sortiert ähnliche Arten in Gruppen und faßt diese Gruppierungen wiederum in einer Hierarchie höherer Taxa zusammen. Die Methode ist, zumindest im Prinzip, rein empirisch. Ungeachtet einiger Kontroversen (siehe unten), ist dies im großen und ganzen der Ansatz, der – wenigstens in den Anfangsphasen des Klassifizierungsverfahrens – heute von jedem modernen Taxonomen angewandt wird.

Als sich die Klassifikation durch genaues Betrachten und Gruppieren (statt durch Teilung) durchsetzte, bedeutete dies eine totale methodische Revolution. Nicht nur, daß die Klassifizierungsschritte nunmehr in umgekehrter Richtung erfolgten, man gab es auch auf, sich auf ein einziges Merkmal (*fundamentum divisionis*) zu stützen, und ersetzte dieses Vorgehen durch die Verwendung und gleichzeitige Betrachtung zahlreicher Merkmale oder, wie einige der Verfechter der Aufwärtsklassifikation verlangten, „aller Merkmale“.

Obgleich beide Methoden begrifflich drastisch verschieden waren, wurde die aufgliedernde Klassifikation im Zeitraum vom Ende des 17. bis zum 19. Jahrhundert derart allmählich durch eine aufbauende Klassifikation substituiert, daß sich offenbar niemand völlig dessen bewußt war, daß dieser Vorgang überhaupt stattfand.

Aus mehreren Gründen lief die Veränderung derart übergangslos ab. Erstens war die Methode des Klassifizierens von Objekten durch „genaues Betrachten“ natürlich keineswegs neu. Bereits Aristoteles hatte seine höheren Taxa durch eine Merkmalskombination abgegrenzt. Wenn wir jemand auffordern würden, einen Korb mit mehreren Obstsorten auseinanderzusortieren, so würde es ihm nicht schwerfallen, diese durch „Betrachten“ in Äpfel, Birnen und Apfelsinen zu unterteilen. Ein derartiges vorbereitendes Sortieren wurde anscheinend von allen frühen Botanikern vorgenommen, sogar von jenen, die erklärte Anhänger des logischen Systems waren. Bock und Bauhin gingen ganz offen in dieser Weise vor, Cesalpino, Tournefort und Linnaeus im geheimen. Offenbar hatte die teilende Methode von Anfang an gewisse Elemente zusammenordnender Klassifikation enthalten. (Umgekehrt blieben auch nach der prinzipiellen Ablehnung der logischen Zweiteilung noch einige ihrer Elemente erhalten, da sie für die Identifikation nützlich waren.)

Mehrere Voraussetzungen mußten erfüllt sein, bevor der Wechsel stattfinden konnte, aber bisher liegt keine gründliche Analyse seiner Geschichte vor. Erstens ist eine Aufwärtsklassifikation nur möglich, wenn man auch versteht, was man gruppiert – das heißt Arten. Eine Voraussetzung für die zusammensetzende Methode war daher eine Kenntnis der Arten, selbst wenn diese essentialistisch definiert waren. Die ersten Kräuterkundler und andere Autoren vor Linnaeus, die gelegentlich alle Arten einer Gattung zusammenwarfen oder Varianten wie vollwertige Arten behandelten, hätten mit der zusammensetzenden Methode beträchtliche Schwierigkeiten gehabt. Die Entwicklung einer naturgeschichtlichen Tradition im 17. und 18. Jahrhundert leistete hier einen entscheidend wichtigen Beitrag (siehe Kap. 6). Die zweite Voraussetzung war das Nachlassen des Einflusses des Essentialismus, wie schon oben beschrieben. Drittens bildete sich, zum Teil infolge des Verfalls des Essentialismus, eine empiri-

sche Haltung aus; man war mehr an Resultaten als an zugrundeliegenden Prinzipien interessiert.

In den achtziger Jahren des 17. Jahrhunderts leisteten drei Botaniker auf dem Gebiet des Einordnens von Arten anhand von Merkmalskomplexen Pionierarbeit: Der britische Botaniker Morison benutzte eine Vielfalt von Merkmalen; Ray stellte fest, daß es, um die richtigen Schlüsse über die Essenz einer Gattung zu ziehen, „kein sichereres Zeichen und keinen besseren Beweis als den Besitz mehrerer gemeinsamer Eigenschaften geben könne“ (*De Variis*, 1696, S.13). 1703 wiederholte er diese Aussage: „Die beste Anordnung von Pflanzen ist die, bei der alle Gattungen von der höchsten bis hinunter zu den untergeordnetsten und niedrigsten mehrere gemeinsame Eigenschaften haben oder in mehreren Teilen oder Akzidenzien übereinstimmen“ (*Meth. Plant*, S.6–7).

Zu etwa der gleichen Zeit lehnte Magnol (1689) in Frankreich es ab, sich zur Abgrenzung höherer Taxa der Methode der Teilung nach dem logischen System zu bedienen. Um zu Schlüssen über Verwandtschaftsbeziehungen zu gelangen, benutzte er Merkmale aller Pflanzenteile, nicht nur des Fruchtstandes. Bedeutsamer war jedoch, daß er ganz spezifisch die Bedeutung eines holistischen Ansatzes hervorhob, das heißt des Gruppierens von Arten „durch genaues Betrachten“: „Es gibt sogar bei zahlreichen Pflanzen eine gewisse Ähnlichkeit, eine Verwandtschaft, die nicht in den einzelnen Teilen, getrennt betrachtet, besteht, sondern in der Pflanze als Gesamtheit; eine wichtige Ähnlichkeit, die aber nicht ausgedrückt werden kann“ (*Prodromus*, 1689). Die besondere Bedeutung Magnols lag in seinem großen Einfluß auf Adanson, dessen Gedankenwelt er formen half. Seine Weigerung, Merkmale in essentielle und akzidentielle einzuordnen (wie es die Essentialisten verlangten), wurde zwar von Linnaeus ignoriert, aber von Adanson und von der gesamten empirischen Schule übernommen.

Buffon (*Oeuvr. Phil.*, 1749, S.13) unterstützte die Klassifikation durch genaues Betrachten recht nachdrücklich: „Mir scheint, daß der einzige Weg, um zu einer instruktiven und natürlichen Methode zu gelangen, darin besteht, Dinge, die einander ähnlich sehen, in einer Gruppe zusammenzufassen, und Dinge voneinander zu trennen, die sich unterscheiden.“ Er betonte außerdem, man müsse alle Merkmale in Betracht ziehen, und dieser Rat wurde von Merrem, Blumenbach, Pallas, Illiger, Meckel und anderen Zoologen befolgt (Stresemann, 1975, S.107).

Als erster Autor brachte Michael Adanson (1727–1806) den intellektuellen Mut auf, offen die Gültigkeit der Methode der logischen Zweiteilung in Frage zu stellen. In seinem Werk *Les familles naturelles des plantes* (1763) schlug er vor, diese Methode durch einen empirischen, induktiven Ansatz zu ersetzen, „da die botanischen Methoden, die nur einen Teil oder nur eine kleine Zahl von Pflanzenteilen in Betracht ziehen, willkürlich, hypothetisch und abstrakt sind. Sie können nicht natürlich sein ... die einzige natürliche Methode in der Botanik ist eine solche, die alle Teile der Pflanzen berücksichtigt ... [und es ist dies die Methode, mit der] wir die Verwandtschaft finden, die Pflanzen zusammenbringt und sie in Klassen und Familien trennt.“ Adanson ging noch weiter und entwickelte eine wohldurchdachte Methode zum Überprüfen taxonomischer Merkmale.

Adanson und die Verwendung multipler Merkmale

Die Ablehnung der Methode der logischen Teilung auf der Grundlage eines einzigen Merkmals warf neue Probleme auf. Wenn die Abgrenzung von Gruppen anhand mehrerer Merkmale erfolgen soll, wie viele Merkmale sollten denn dann benutzt werden, und sollte man bestimmten Merkmalen den Vorzug geben? Adanson war der erste Botaniker, der diese Fragen systematisch erforschte. Um herauszufinden, welchen Effekt die Auswahl von Merkmalen auf die Klassifikation haben würde, nahm er versuchsweise 65 künstliche Pflanzengruppierungen vor, deren jede durch ein spezielles Merkmal gekennzeichnet war, etwa die Form der Blütenkrone, Position der Samen, oder das Vorhandensein von Dornen. Diese Reihen bewiesen ihm, daß es unmöglich ist, mit entweder nur einem einzigen oder mit einer Kombination von nur zwei Merkmalen zu einem zufriedenstellenden System zu gelangen. Da Adanson den Anteil der aus jeder dieser Anordnungen resultierenden natürlichen Gruppen berechnete, ist er gelegentlich als numerischer Taxonom bezeichnet worden, zum ersten Mal von Adrien de Jussieu im Jahre 1848. Doch ist diese Behauptung irreführend, da Adanson seine arithmetische Methode nicht zur tatsächlichen Abgrenzung von Gattungen und Familien benutzte. Vielmehr nahm er solche Abgrenzungen, dem Beispiel Magnols folgend, durch visuelles Erkennen von Gruppen vor. Obgleich er zuerst die Unterschiede zwischen Gattungen und Arten herausarbeitete, „verstand ich aus der Gesamtheit [*ensemble*] dieser vergleichenden Beschreibungen, daß die Pflanzen natürlich in Klassen oder Familien zerfallen“ (*Fam. pl.* 1763, S. clviii).

Adanson erkannte klar, daß sich einzelne Merkmale in ihrer taxonomischen Bedeutung unterscheiden. „Allen Eigenschaften gleiches Gewicht zu verleihen, hätte in logischem Gegensatz zu Adansons induktiver Methode gestanden. Ein solches willkürliches Vorgehen wäre gleichbedeutend mit einer a priori-Bewertung der Merkmale gewesen“ (Staflou, 1963, S. 201; siehe auch Burt, 1966). Adanson sprach sich zugunsten der potentiellen Berücksichtigung aller Teile der Pflanze aus, nicht nur des Fruchtstandes. Er hob vor allem zwei Punkte hervor: (1) Bestimmte Merkmale tragen nichts zur Verbesserung einer Klassifikation bei und sollten außer acht gelassen werden, und (2) die Merkmale mit großem Informationsgehalt sind von Familie zu Familie verschieden. Jede Familie besitzt ihr eigenes „génie“.

Von einigen seiner Gegner wurde Adanson aus dem sonderbaren Grunde kritisiert, daß seine Methode eine zu umfangreiche Kenntnis der Pflanzen erfordere. Diese Kritik wäre berechtigt gewesen, wenn der einzige Zweck der Klassifikation die Identifikation wäre; wie jedoch die Geschichte der Systematik immer wieder bewiesen hat, können zufriedenstellende Klassifikationen – d. h. solche, die auf einer kritischen Bewertung sämtlichen Beweismaterials beruhen – nur von gründlichen Kennern der betreffenden Gruppe konstruiert werden. Adansons Einstellung gegenüber den Merkmalen läßt sich so zusammenfassen: er befürwortete in der Tat eine Gewichtung von Merkmalen, allerdings nicht aufgrund einer vorgefaßten Meinung oder a priori festgelegter Prinzipien (etwa physiologische Bedeutung), sondern aufgrund einer a posteriori-Bewertung durch Vergleich von zuvor durch genaue Betrachtung aufgestellter Gruppen.

Nahezu jedes Prinzip, das von Adanson vorgeschlagen worden war, ist inzwischen zu einem Bestandteil der taxonomischen Methodik geworden. Zu seiner Zeit jedoch, die immer noch von thomistischer Logik und der nahezu diktatorischen Autorität von Linnaeus beherrscht war, wurde er fast völlig ignoriert. Es ist schwer zu sagen, wieviel Ein-

fluß sein Werk *Familles des plantes* tatsächlich hatte. Lamarck spendete ihm Lob, andere aber, die eindeutig von dem Werk beeinflusst waren, etwa A. L. de Jussieu, waren kleinlich genug, die Quelle ihrer Ideen nicht zu nennen. Als zahlreiche praktizierende Taxonomen in nachfolgenden Jahren und Generationen zu den gleichen Prinzipien gelangten, taten sie dies unabhängig und aufgrund empirischer Arbeiten und nicht, weil sie Adansons weitgehend vergessene Schriften studiert hatten. Fast ein ganzes Jahrhundert mußte vergehen, bis Adansons Größe wiederentdeckt wurde (Stafleu, 1963).

Die Übergangsperiode (1758–1859)

Das Jahrhundert nach der Veröffentlichung der 10. Auflage von Linnaeus' *Systema Naturae* (1758) war eine Ära beispielloser taxonomischer Aktivität, nicht zuletzt, weil das Studium der organischen Vielfalt seit Linnaeus in hohem Ansehen stand. Je mehr immer neue Organismen entdeckt wurden, um so mehr junge Leute wurden Zoologen und Botaniker. Die Suche nach neuen Arten und ihrer Zuordnung drohte alles andere Interesse an der Biologie zu ersticken. Die erregenden Arbeiten eines Kölreuter oder Sprengel auf dem Gebiet der Blütenbiologie blieben unbeachtet, brachten sie doch keine neuen Arten hervor. Nägeli (1865), der kein Taxonom war, bedauerte, daß alle anderen Zweige der Botanik „im Strom der Systematik“ ertränkt würden.

Die enorme Anhäufung von Tier- und Pflanzenexemplaren in privaten und öffentlichen Sammlungen hatte tiefgreifende Veränderungen des taxonomischen Berufs zur Folge. Die Taxonomen wurden sozusagen professioneller und die Spezialisierung stärker. Neue Zeitschriften wurden gegründet, um die Beschreibungen der zahlreichen Neuheiten aufzunehmen, und Amateure entdeckten, daß sie einen hohen Grad an Kompetenz erreichen konnten, wenn sie sich auf eine einzige Familie spezialisierten. Die jährliche Produktion an taxonomischer Forschung nahm stetig zu.

Die Taxonomie stieß in völlig neue Gebiete vor. Hatte bis dahin das Interesse der Zoologie nunmehr den Wirbeltieren und der Botanik den Blütenpflanzen gegolten, so wandte sich die Zoologie den Wirbellosen zu, insbesondere den im Wasser lebenden Wirbellosen, und schließlich (seit Sars) sogar den Tiefseeorganismen. Die Botaniker widmeten ihre Aufmerksamkeit immer mehr den blütenlosen Pflanzen.

In der Zeitspanne zwischen der Veröffentlichung von Adansons *Familles des plantes* (1763) und Darwins *Origin of Species* (1859) verdrängte die Aufwärtsklassifikation allmählich die Abwärtsklassifikation. Frankreich, unter den europäischen Ländern vielleicht am wenigsten vom Essentialismus beherrscht, wurde tonangebend in der Einführung der neuen Methoden in die Taxonomie. Dies geht klar nicht nur aus den frühen Pionierleistungen Magnols, Buffons und Adansons hervor, sondern auch aus den Schriften von Lamarck und Cuvier. Lamarck (1809; 1815) hielt zwar immer noch an viel veralteter Philosophie fest, doch klassifizierte er eher durch Gruppieren als durch logische Zweiteilung; und Cuviers Prinzip der Korrelation der Teile verstärkte den Trend zu einem Taxonbegriff auf der Basis vieler Merkmale, wie auch die neue Tendenz nach neuen Merkmalen zunahm. Damit wurde einer neuen pragmatischen Tradition in der zoologischen Klassifikation Tür und Tor geöffnet, in der Merkmale danach beurteilt wurden, inwieweit sie einen Beitrag zur Bildung anscheinend „natürlicher“ Gruppierungen leisteten; d.h. sie wurden a posteriori bewertet. Abgesehen davon hatte man erkannt, daß die relative Bedeutung eines Merkmals (sein Gewicht) bei verschiedenen hö-

heren Taxa verschieden sein konnte, d. h. daß der taxonomische Wert von Merkmalen nicht absolut ist.

Dies führte ebenfalls zu einem neuen Konzept der taxonomischen Kategorien. Sie galten nun nicht mehr als Schritte bei der logischen Teilung (vom *summm genus* bis hinunter zur untersten Art), sondern als Rangstufen in einer Hierarchie. Die Gattung wurde nun zu einer kollektiven höheren Kategorie, war also ontologisch und epistemologisch etwas völlig anderes als die essentialistische Gattung der logischen Teilung. Diese Wende in Bedeutung und Rolle der Gattung ist von Taxonomen und Philosophen häufig übersehen worden, was Mißverständnisse und Begriffsverwirrungen zur Folge hatte.

Daneben änderte sich kaum merklich die relative Bedeutung verschiedener Kategorien. Für Linnaeus war die Gattung das Zentrum des Universums. In dem Maße, wie die Gattungen durch die fortgesetzte Entdeckung neuer Arten größer und größer wurden, mußten die meisten von ihnen immer wieder aufgespalten werden, und das Schwergewicht verschob sich auf den nächst höheren Rang, die Familie. In vielen, aber keineswegs allen Gruppen von Organismen wurde die Familie zur stabilsten Klassifikationseinheit.

Der Übergang von der aufgliedernden zur aufwärtsgerichteten Klassifikation (sowie die entsprechenden methodischen und begrifflichen Veränderungen) ging langsam, allmählich und unregelmäßig vor sich, wie es auf fast alle wissenschaftlichen „Revolutionen“ zutrifft. Wie schon gesagt, setzte die stärkere Betonung der Familien mit Magnol (1689) ein; die Verwendung mehrerer, häufig aus verschiedenen Organsystemen entnommener Merkmale, war bereits mehr oder weniger zögernd von Bauhin, Morison, Ray, Magnol und Tournefort übernommen worden; Bauhin (1623) war vielleicht der erste, der in seiner Klassifikation Pflanzen „nach ihren natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen“ gruppierete. Doch alle diese Autoren waren nicht konsequent, insbesondere, weil ihre Klassifikationen ja (in stärkerem oder geringerem Maße) auch als Identifikationssysteme dienen sollten.

Staflou (1963, S. 126) macht sehr richtig darauf aufmerksam, daß nicht nur praktische Überlegungen, sondern auch der Einfluß von Descartes und seinen Prinzipien dazu beitrugen, die Autorität des aristotelischen Teilungssystems zu unterminieren. Adansons Vorgehen zum Beispiel, war sehr stark an den vier methodischen Grundregeln des Descartes orientiert: Zweifel, Analyse, Synthese und Aufzählung. Der kartesianische Einfluß wie auch (über Buffon) die Auswirkungen des Gedankenguts von Newton und Leibniz waren unter anderem Gründe dafür, daß Linnaeus in Frankreich einen geringeren Einfluß hatte als in anderen taxonomisch interessierten Ländern. Seine zahlreichen praktischen Neuerungen (binominale Nomenklatur, Nomenklaturregeln und so weiter) wurden natürlich mit der Zeit übernommen, sein Aristotelismus jedoch wurde nur als ein bequemes Identifikationssystem und nicht als eine solide philosophische Grundlage für die Klassifikation akzeptiert. Vielleicht die auffälligste Entwicklung in der post-linnaeischen Taxonomie war, daß Klassifikationen immer deutlicher hierarchische Gestalt annahmen (siehe unten).

Die Pflanzentaxonomie, die in den zweihundert Jahren zwischen Cesalpino (1583) und Linnaeus eine großartige Blüte erlebt hatte, verzeichnete in der Zeit nach Linnaeus weiterhin ein zwar stetiges, aber wenig spektakuläres Wachstum. Drei Entwicklungen waren für diese Ära kennzeichnend. Die wichtigste war das Bestreben (das selbst heute noch nicht völlig von Erfolg gekrönt ist), ein „natürliches System“ der Pflanzen aufzustellen. De Jussieu, de Candolle, Endlicher, Lindley, Bentham und Hooker, sie alle trugen mehr oder weniger erfolgreich zu diesem Ziel bei. Die zweite Entwicklung: man ver-

wandte bei den Kryptogamen zunehmend mehr Aufmerksamkeit nicht nur auf Farne und Moose, sondern auch auf Fungi, Algen und einzellige Wasserpflanzen (Protisten). Und als letztes: auch in der Botanik begann das Zeitalter der Spezialisierung; es wurden Monographien veröffentlicht, die sich mit speziellen Pflanzengruppen befaßten, und zu sehr intensiver Forschung in ausgewählten Teilbereichen des Pflanzenreichs führten; allerdings spezialisierten sich Botaniker nur selten in dem Maße wie Zoologen.

Entschieden zu wenig gewürdigt wird die Tatsache, daß die Tiertaxonomie während dieses Zeitraumes zu einem der bedeutendsten Zweige der akademischen Zoologie wurde. Naturforscher wie von Siebold, Leuckart, Ehrenberg, Sars, Dujardin und viele andere (man könnte sogar Darwin mit in diese Kategorie einbeziehen) begannen als Taxonomen, lieferten aber, als sie sich für das lebende Tier als Ganzes zu interessieren begannen, wichtige Beiträge zur allgemeinen Zoologie. Man denke etwa an die Klärung des Lebenszyklus der Parasiten, den Generationswechsel, die Abfolge der Larvenstadien von im Wasser lebenden Wirbellosen, die Struktur innerer Organe und ihre Funktion, sowie fast jeden anderen Aspekt des lebenden Tieres. Recht häufig läßt sich zweifelsfrei nachweisen, daß sich solche Studien unmittelbar aus taxonomischer Forschungstätigkeit ergeben haben, und doch hat man der Taxonomie selten Dank dafür gewußt, daß von ihr Anregungen zu neuen Fragestellungen in der Biologie ausgingen. Zum Beispiel wurde erst 1969 (Ghiselin) in vollem Umfang erkannt, wie wichtig Darwins monographische Arbeit über die Rankenfüßer für den Reifungsprozeß seiner Evolutionstheorie gewesen ist.

Die Suche nach einem natürlichen System

Den meisten Verfechtern der Abwärtsklassifikation war völlig klar, daß die mit ihren Methoden erzielten Klassifikationen „künstlich“ waren. Linnaeus beklagte in mehreren seiner Werke, daß die Zeit für eine wirklich „natürliche“ Klassifikation (wie er sie interpretierte) noch nicht reif sei. Bei verschiedenen Gelegenheiten publizierte er Fragmente einer „natürlichen“ Pflanzenklassifikation (Stafleu, 1971), und so künstlich einige seiner Hauptunterteilungen auch waren, ordnete die Mehrheit der Gattungen in ihnen weitgehend so an, wie es ein moderner Vertreter der Evolutionstaxonomie tun würde. Doch ein einfaches Substituieren der aufteilenden durch die aufbauende Klassifikation genügte nicht, um eine natürliche Klassifikation zu erreichen. Es mußte ein ordnendes Prinzip geben, ein Grundkonzept, das dem Taxonomen als Leitlinie dienen konnte.

Schon seit der Zeit der Griechen war der Glaube weit verbreitet gewesen, die Vielgestaltigkeit der Natur sei die Manifestation einer tieferen Ordnung oder Harmonie. Keine andere Gruppe von Philosophen, soweit wir das nach dem wenigen, was von ihren Schriften überliefert ist, beurteilen können, machte sich so viele Gedanken über diese Harmonie wie die Pythagoreer. Die Naturtheologie ließ die Vorstellung von einer harmonischen Ausgewogenheit der Natur wieder aufleben und sah überall in der augenscheinlichen „Zweckmäßigkeit“ aller Anpassungen ein Zeichen dieser Harmonie. Aber die Vielgestaltigkeit schien zunächst chaotisch zu sein und nicht allzu gut in diese Philosophie zu passen. Besonders unzufriedenstellend wurde die Lage in der Zeit nach Linnaeus, als bei Tieren und Pflanzen die Zahl der bekannten Arten und höheren Taxa fast exponentiell anwuchs. Angesichts der fast chaotischen Fülle neuer Arten kam man nicht umhin zu fragen: Wo ist denn nun jene Harmonie der Natur, von der jeder Naturforscher träumt? Welche Gesetze regeln diese Mannigfaltigkeit? Welche Pläne hatte der Urheber aller Dinge, als er kleine und große Geschöpfe schuf?

Es war in einer derart stark von der Naturtheologie beherrschten Epoche einfach unvorstellbar, daß die organische Vielgestaltigkeit gar keinen Sinn haben, daß sie lediglich das Ergebnis des „Zufalls“ sein könne. Folglich war es die Aufgabe des Taxonomen, die Gesetze zu finden, die die Vielfalt regeln, oder, wie andere es ausdrückten, den Plan der Schöpfung aufzudecken.

Die Klassifikation, die diesen göttlichen Plan am perfektsten widerspiegelte, wäre „das natürliche System“, und das zu finden, war das Ideal jedes Naturforschers. Untersucht man jedoch genauer, was die verschiedenen Autoren sich unter dem Ausdruck „natürlich“ vorstellten, so stößt man auf eine Vielzahl von Vorstellungen. Eine Erörterung einiger der Verwendungen des Ausdrucks wird uns helfen, das Denken dieser Periode leichter zu verstehen. Die verschiedenen Bedeutungen lassen sich am besten verdeutlichen, wenn wir ihre jeweiligen Antonyme anführen.

1. „Natürlich“ ist das, was die wahre „Natur“ (d. h. Essenz) widerspiegelt im Gegensatz zu dem, was durch „Zufall“ bedingt ist. Die essentialistischen Klassifikatoren von Cesalpino bis zu Linnaeus versuchten Klassifikationen aufzustellen, die in diesem Sinne natürlich waren (Cain, 1958). Im Prinzip war dies das Ideal von Linnaeus, und dies scheint er auch im Auge gehabt zu haben, als er seine Unzufriedenheit mit seinem künstlichen Sexualsystem zum Ausdruck brachte. „Natürlich“ bedeutete für Linnaeus keineswegs dasselbe, was es für uns bedeutet, denn die „Natur“ einer Art, einer Gattung oder eines höheren Taxon war für ihn deren Essenz. In diesem Punkt sind sich alle Linnaeus-Forscher einig (Stafleu, 1971; Larson, 1971).

Man darf niemals vergessen, daß Linnaeus davon überzeugt war, Gattungen und höhere Taxa stellten als Gottes Schöpfungen unveränderliche Essenzen dar und man würde sie erst wirklich kennen, wenn man diese Essenzen ganz erkannt hatte. Wie Cain (1958, S. 155) feststellte, „ist es wahrscheinlich, daß ein natürliches System für Linnaeus ein System ist, daß die *Natur* der Dinge zeigte, und [diese] Natur bedeutete in der Praxis Essenz“. Diese Einsicht hilft uns, seine Essays über die „natürliche Methode“ (im Sinne von natürlichem System) zu verstehen.

Linnaeus' Theorie über den Ursprung von Klassen und Gattungen (in einem Anhang zu seinem Werk *Genera Plantarum* (1764) ist von einem strikten Schöpfungsglauben diktiert. Aus all dem geht deutlich hervor, was er tatsächlich im Sinn hatte, wenn er von dem „natürlichen System“ sprach: ein System, in dem die intuitive Definition höherer Taxa (aufgrund allgemeiner Ähnlichkeit) durch eine Bestimmung der wahren Essenz dieser Taxa ersetzt wird. Unter den Nachfolgern von Linnaeus nahm der Ausdruck „natürliches System“ freilich allmählich eine völlig andere Bedeutung an.

2. In dem Maß wie der Einfluß der essentialistischen Philosophie geringer wurde, begann sich die Bedeutung des Wortes „natürlich“ zu ändern, wurde gleichbedeutend mit: was vernünftig ist und nicht willkürlich. Diese Auslegung drückte die im 18. Jahrhundert weitverbreitete Einstellung aus, daß die Ordnung der Natur vernünftig sei und durch Nachdenken erkannt und verstanden werden könne. Alles in der Natur gehorche gottgegebenen Gesetzen, und die Ordnung der Natur sei nach Gottes Plan geschaffen. Das „natürliche System“, wenn man es finden könne, würde auf das genaueste den Bauplan der Schöpfung widerspiegeln (Agassiz, 1857).

3. Für wieder andere besagte der Ausdruck „natürlich“ „empirisch“ im Gegensatz zu „künstlich“ (d. h. rein utilitaristisch). Eine natürliche Klassifikation im Rahmen dieser Vorstellung würde John Stuart Mills Anforderungen erfüllen: „Den Zwecken der wis-

senschaftlichen Klassifikation wird am besten gedient, wenn die Objekte in Gruppen geordnet werden, über die eine größere Zahl allgemeiner und wichtiger Hypothesen aufgestellt werden kann, als in bezug auf alle anderen Gruppen, denen man die gleichen Dinge zuordnen könnte.“ Im wesentlichen hatten Überlegungen dieser Art Adansons Vorgehen zugrundegelegt. Es ist eine Tradition, die von Bauhin begründet, von Morison (allerdings halbherzig) unterstützt, von Magnol dagegen sehr entschieden vertreten wurde.

4. Nach 1859 schließlich hatte der Ausdruck „natürlich“ die Bedeutung „von einem gemeinsamen Vorfahren abstammend“, wenn er zur Beschreibung eines Klassifikationssystems benutzt wurde. Eine natürliche Klassifikation nach Darwin ist eine, in der die Mitglieder einer Gruppe die Nachkommen eines gemeinsamen Vorfahren sind.

Mit einer Auflistung dieser verschiedenen Bedeutungen des Terminus „natürlich“ sind jedoch die begrifflichen Fundamente der während dieser Zeitspanne vorgeschlagenen Klassifikationen keineswegs erschöpfend beschrieben. Die Suche nach einer Harmonie oder einem Plan in der Natur wurde noch von einigen anderen Begriffen beeinflusst, die wir zum Teil bereits in anderen Zusammenhängen angesprochen haben. Insbesondere drei Vorstellungen erfreuten sich in drei aufeinanderfolgenden Epochen jeweils großer Beliebtheit.

Scala naturae

Jahrhundertlang schien die Stufenleiter der Vollkommenheit das einzige vorstellbare Schema zu sein, das Ordnung in die organismische Vielfalt bringen konnte [21]. Blumenbach (1782, S.8–9) sah als einer von vielen Autoren in der *scala naturae* die solide Grundlage eines natürlichen Systems, das es dem Menschen erlauben würde, „die natürlichen Körper gemäß ihrer größten und mannigfachsten Verwandtschaft zu ordnen, die ähnlichen zusammenzufassen, und die nicht ähnlichen voneinander zu trennen“. Lamarck brachte, insbesondere in seinen frühen Schriften, ähnliche Ansichten zum Ausdruck. Unter den Botanikern war die Idee der *scala naturae* weniger verbreitet, da man bei Pflanzen, mit Ausnahme vielleicht der Entwicklung von den Algen und anderen Kryptogamen zu den Phanerogamen, kaum einen Trend zur Perfektion erkennen konnte. Daher zog Linnaeus es vor, eine Klassifikation mit einer Landkarte zu vergleichen, auf der jedes Land an mehrere andere grenzt.

Je mehr man die Mannigfaltigkeit der Natur kennenlernte, desto häufiger wurde die These von einer kontinuierlichen Stufenfolge, die von dem am wenigsten perfekten Atom bis hinauf zum perfektsten Lebewesen führen sollte, in Frage gestellt. Lamarck sah keinerlei Kontinuität mehr zwischen dem Inorganischen und dem Organischen, obgleich er häufige Urzeugung postulierte. Die sogenannten „Zoophyten“ (Korallen, Polypen und so weiter) wurden besonders sorgfältig unter die Lupe genommen. Nahmen sie tatsächlich einen Platz zwischen Pflanzen und Tieren ein? Und wenn nicht: Waren sie Pflanzen oder Tiere? Große Aufregung und nicht geringe Verblüffung waren die Folge, als Trembley [22] im Jahre 1740 entdeckte, daß die grüne Hydra (*Chlorohydra viridissima*) eindeutig ein Tier und dennoch mit Chlorophyll und erstaunlicher Regenerationsfähigkeit ausgestattet war, hatte man doch bisher angenommen, dies seien typische Eigenschaften von Pflanzen. Bald darauf wies Trembley nach, daß auch Korallen und Moostierchen Tiere waren und keinesfalls Zwischenstufen zwischen Pflanzen und Tie-

ren. Auch die von Lamarck anerkannten, zahlreichen Verzweigungen in den Verwandtschaftslinien des Tierreichs waren mit einer einzigen *scala naturae* unvereinbar.

Seinen endgültigen Todesstoß erhielt dieses Konzept, als Cuvier (1812) mit Nachdruck darauf bestand, es gäbe nicht mehr und nicht weniger als vier große, voneinander völlig unabhängige Tierstämme. Auch nach Cuvier war es manchmal noch möglich, Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Angehörigen kleinerer Gruppierungen zu erkennen, aber das Ordnungsprinzip der „zunehmenden Perfektion“ war nicht länger anwendbar. Abgesehen davon verlor das Postulat von Verbindungen zwischen nicht-ähnlichen Gruppen immer mehr an Überzeugungskraft. Die Einheit der organischen Welt, deren Symbol früher die *scala naturae* gewesen war, schien immer mehr zu zerfallen, je besser man die Welt des Lebens kennenlernte. Sobald man begriffen hatte, daß eine eindimensionale Linie oder ein eindimensionales Leitprinzip unzulänglich war, setzte die Suche nach multidimensionalen Systemen ein.

„Affinität“ und Analogie

Der Platz einer Gruppe von Organismen in der Stufenleiter der Vervollkommnung wurde von ihrer *Ähnlichkeit* („Affinität“) zu weniger vollkommenen oder vollkommeneren Nachbarn bestimmt. Für einen modernen Biologen ist es schwierig, sich vorzustellen, was „Affinität“ in vor-evolutionistischen Erörterungen bedeutete; vielleicht bedeutete es einfach Ähnlichkeit. Allerdings war man auch überzeugt, diese Ähnlichkeit drücke eine Art kausaler Beziehung aus, wie sie in der *scala naturae* oder in Louis Agassizs Plan der Schöpfung enthalten war.

Einige der Schwierigkeiten mit der *scala naturae* schienen dadurch bedingt zu sein, daß es zwei Arten von Ähnlichkeit gab, die echte verwandtschaftliche Ähnlichkeit und eine andere, die Schelling, Oken und ihre Nachfolger als *Analogie* bezeichneten. Die Pinguine sind mit den Enten und Alken durch eine echte Verwandtschaftsbeziehung verbunden, mit den im Wasser lebenden Säugetieren (etwa den Walen) jedoch durch Analogie. Falken zeigen Verwandtschaft mit Papageien und Tauben, aber Analogie zu den Raubtieren unter den Säugetieren. So bizarr das Denken der Naturphilosophen teilweise auch war, ihre Aufteilung der „Verwandtschaftsbeziehung“ in „Affinität“ und Analogie erwies sich in der nachfolgenden Geschichte der Biologie als sehr bedeutsam. Auf der Grundlage dieser Unterscheidung entwickelte Richard Owen seine Begriffe Homologie und Analogie, die seitdem die vergleichende Anatomie beherrschen sollten, insbesondere, nachdem die Ausdrücke von der Evolutionstheorie neu definiert worden waren.

Wie sollte man jedoch, bevor die Evolutionslehre vorgeschlagen worden war, die Idee verwandtschaftlicher Ähnlichkeit und Analogie in ein System umsetzen? Hier borgten sich die Naturphilosophen Gedankengut von den Pythagoreern aus. Kann man Gesetz und Harmonie in der Natur besser ausdrücken als in Zahlen? Der Entomologe W.S. MacLeay (1819) wählte die Zahl 5, und obgleich andere später mit den Zahlen 3 und 4 experimentierten, blieb die 5 die beliebteste Zahl; das System wurde als *quirinales* System bezeichnet [23]. Nach Ansicht von MacLeay waren alle Taxa auf Kreisen angeordnet, fünf pro Kreis, und benachbarte Kreise berührten einander („osculating“). Taxa auf demselben Kreis zeigten verwandtschaftliche Ähnlichkeit, Berührung mit anderen Kreisen bedeutete Analogie. Eine Aufgabe des Taxonomen war somit die Suche nach derartigen Querverbindungen.

Obgleich diese häufig recht bizarren Systeme von den besonneneren Naturforschern vernichtend kritisiert wurden, kann man die Anhänger des Quinarianismus verstehen: sie suchten nach Gesetzen, mit denen die Vielfalt der Natur erklärt werden könne, und vor Aufkommen der Evolutionslehre scheinen Zahlensysteme das Beste gewesen zu sein, was verfügbar war. Selbst T. H. Huxley war eine zeitlang vom Quinarianismus fasziniert und unternahm zahlreiche Versuche, die höheren Taxa der Wirbellosen auf entsprechenden Kreisen oder in parallelen Reihen anzuordnen (Winsor, 1976b). Diese Lehre war im England der vierziger und fünfziger Jahre des 19. Jahrhunderts so verbreitet, daß sogar Darwin sich mit ihr befaßte. Denn wären die Organismen tatsächlich in Vielfachen von fünf angeordnet, so würde dies bedeuten, daß sie von einem übernatürlichen Urheber geplant worden sind, und damit wäre die Entstehung der Formenvielfalt durch natürliche Auslese widerlegt. Allerdings erkannte Darwin schon nach flüchtiger Untersuchung, daß die Tatsachen der taxonomischen Vielfalt mit allen numerischen Schemata unvereinbar waren. Vor allem lieferte sein Studium der Rankenfußkrebse keinerlei Beweis für diese These.

Sogar die Mehrheit derer, die den Quinarianismus ablehnten, mußte zugestehen, daß es mehrere Arten von Ähnlichkeit gab. Ähnlichkeit aufgrund von Verwandtschaft wurde immer anerkannt, ebenso auch Analogie, gelegentlich fand man aber rein zufälliges „Ähnlichsehen“ oder andere Arten von Ähnlichkeit. Die rätselhafteste all dieser Ähnlichkeiten war die verwandtschaftliche „Affinität“, jedoch herrschte allgemein Einigkeit darüber, daß sie „die unmittelbare Folge jener Gesetze des organischen Lebens sei, die der Schöpfer zu seiner eigenen Orientierung beim Schöpfungsakt erlassen habe“ (Strickland, 1846, S.356). Aus diesem Grund wurde die verwandtschaftliche Ähnlichkeit für Louis Agassiz zu einem der überzeugendsten Beweise für die Existenz des Schöpfers.

Pragmatismus und Hierarchien

Das Versagen der *scala naturae*, der großartigen Systeme der Naturphilosophen und der pythagoreischen Bemühungen der Numerologen hatte einen ausgesprochen ernüchternden Effekt auf die Taxonomie. In den fünfzig Jahren vor der Veröffentlichung von Darwins *Origin of Species* vermieden die meisten Taxonomen das Theoretisieren überhaupt, und wenn sie die Prinzipien der Aufwärtsklassifikation übernahmen, so gaben sie sich damit zufrieden, einfach und pragmatisch offensichtlich ähnliche Arten und Gattungen in Gruppen zusammenzufassen.

Fortschritte in der Begriffswelt waren in dieser Zeit kaum zu verzeichnen. Cuvier wiederholte selbst in seiner letzten Veröffentlichung lediglich die Grundsätze, die er schon zwanzig Jahre zuvor verkündet hatte. Die Situation in der Botanik war nicht besser. A.-P. de Candolle's *Théorie élémentaire* (1813) hielt, ungeachtet gegenteiliger Behauptungen, immer noch an den klassischen, essentialistischen a priori-Methoden fest [24]. Und dennoch wurde, von den Praktikern selbst nahezu unbemerkt, die Verwendung eines einzelnen Schlüsselmerkmals bei der Aufstellung höherer Taxa verdrängt durch die Gruppierung von Arten (oder anderen niedrigeren Taxa) zu höheren Taxa aufgrund von Merkmalskombinationen. Die aufbauende Klassifikation wurde zu etwas Selbstverständlichem. Dadurch, daß sie „von unten anfing“, förderte sie in starkem Maße das Heranbilden von Spezialisten (Lindroth, 1973).

Diese neue Methode führte bald zu der Entdeckung, daß viele zuvor erkannte Taxa

außerordentlich heterogen waren. Zum Beispiel konnten Meckel (1821) und Leuckart (1848) zeigen, daß Cuviers Radiata (von diesem unterschieden anhand des Schlüsselmerkmals „radiale gegenüber bilateraler Symmetrie“) eine unnatürliche Gruppierung zweier grundsätzlich verschiedener Stämme war, der Stachelhäuter und der Hohltiere. Auf jeder Ebene, vom Stamm bis hinunter zur Gattung, wurden zuvor erkannte höhere Taxa überprüft und in homogenere Bestandteile aufgeteilt, sobald sich herausstellte, daß sie unnatürliche Gruppierungen waren. Bis zum Jahre 1859 war ein großer Teil der Tier-taxa neu definiert und auf Gruppen von Arten beschränkt worden, die in ihren strukturellen und biologischen Merkmalen weitgehend übereinstimmten.

Die Begeisterung für dieses theoriefreie, rein pragmatische Vorgehen wurde etwas gedämpft, als man einige Phänomene entdeckte, die ein allzu großes Vertrauen in die phänetische Ähnlichkeit untergruben. Natürlich hatte man schon seit langem gewußt, daß Raupe und Schmetterling ein und dasselbe Tier darstellen, aber angesichts des wachsenden Interesses am Klassifizieren konnte man der Frage nicht mehr ausweichen, ob eine Klassifikation aufgrund der Raupen wohl die gleiche wäre wie eine Klassifikation, die von den Schmetterlingen ausgeht, in die sich die Raupen verwandeln. In der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts entdeckte man, daß derartige Metamorphosen in vielen Wirbelosengruppen erfolgen, daß sie für die meisten Gruppen sessiler Meeresorganismen sogar die Regel sind. Seit den Anfängen jeglichen zoologischen Systems waren die Rankenfüßer zu den Mollusken gestellt worden oder zur nächst niedrigeren Klasse, den Testacea. Es war eine Sensation, als John Vaughan Thompson am 8. Mai 1826 beobachtete, wie eine Krebslarve sich auf dem Boden eines Glasbehälters in einen jungen Rankenfüßer verwandelte (Winsor, 1969). Weitere Studien ließen keinen Zweifel daran, daß Rankenfüßer sessile Krebse sind. Thompson und andere Meeresbiologen entdeckten, daß viele Planktonorganismen nichts anderes als die Larvenstadien wohl bekannter Wirbelloser darstellen, und daß selbst freilebende Krebse in ihrer Metamorphose mehrere Larvenstadien durchlaufen können (Nauplius, Zoea, Cypris).

Die beruhigende Vorstellung von Typen, die sich entweder nach dem Primat der Funktion (Cuvier) oder anhand deutlich verschiedener Baupläne (von Baer und die Naturphilosophen) anordnen ließen, machte in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts einer sogar noch vollständigeren Verwirrung Platz. Verantwortlich dafür waren zwei weitere Entdeckungen. Eine betraf den komplizierten Lebenszyklus der Bandwürmer, Saugwürmer und anderer Endoparasiten. Die Stadien der Generationenfolge, z. B. Cysticercus – Bandwurm, Cercarie – Saugwurm, sind, obgleich von denselben Genotypen hervorgebracht, so total verschieden, daß sie Zweifel an der Gültigkeit eines rein phänetischen Ansatzes bei der Klassifikation wecken. Noch verblüffender war die Entdeckung eines regulären Generationswechsels bei Salpen (Tunicata) durch Adelbert von Chamisso (1819), und bei Hohltieren durch Michael Sars (1838–1846) und J. Steenstrup (1842). Die freischwimmende Generation solcher Arten ist von der sessilen Generation derart verschieden, daß beide Formen bis zu dieser Entdeckung in völlig verschiedene Taxa eingeordnet worden waren (Winsor, 1976b; Churchill, 1979). Den Botanikern war das Problem nicht unbekannt, da bei verschiedenen Gruppen von Kryptogamen Gametophyt und Sporophyt gewöhnlich völlig anders aussehen.

Zum Glück hatten diese beunruhigenden Entdeckungen keinen neuen Ausbruch metaphysischer Spekulationen zur Folge, sondern spornten die Taxonomen lediglich zu einer Verdoppelung ihrer Anstrengungen an, „natürliche“ Gruppen „verwandter“ Organismen zusammenzustellen. Das Resultat dieser Anstrengungen war fast automatisch

eine Klassifikation untergeordneter Kategorien, die man heute gewöhnlich als die Linnaeische Hierarchie bezeichnet. Was bedeutet der Terminus „Hierarchie“ in einer taxonomischen Theorie?

Hierarchische Klassifikationen

Die meisten Klassifikationen, ob unbelebter Objekte oder Organismen, sind hierarchisch aufgebaut. Sie bestehen aus „höheren“ und „niedrigeren“ Kategorien, höheren und niedrigeren Rängen. Man übersieht jedoch gewöhnlich, daß die Verwendung des Terminus „Hierarchie“ doppeldeutig ist, und daß zwei grundsätzlich verschiedene Arten von Gruppierungen mit dem Ausdruck bezeichnet worden sind. Eine Hierarchie kann entweder *ausschließend* oder *einschließend* sein. Militärische Ränge, etwa einfacher Soldat–Unteroffizier–Sergeant–Leutnant–Hauptmann bis hin zum General, sind ein typisches Beispiel einer ausschließenden Hierarchie. Das heißt, ein niedrigerer Rang ist keine Unterteilung eines höheren Ranges; Leutnants sind keine Unterteilung von Hauptleuten. Die *scala naturae*, die während des 16., 17. und 18. Jahrhunderts einen dominierenden Einfluß auf das Denken hatte, ist ein weiteres gutes Beispiel einer ausschließenden Hierarchie. Jede Vervollkommenungsebene wurde als ein Fortschritt (oder Rückschritt) gegenüber der nächst niedrigeren (oder höheren) hierarchischen Ebene betrachtet, schloß diese aber *nicht* ein. Noch ein weiteres Beispiel einer ausschließenden Hierarchie ist die Hierarchie der Funktionen, wie sie von Cesalpino bis zu Cuvier verflochten wurde. Daß in dieser Hierarchie das Wachstum den höchsten Rang einnimmt, und die Fortpflanzung den nächst höchsten, bedeutet nicht, daß die Fortpflanzung eine Unterteilung des Wachstums ist, so wie Gattungen Unterteilungen von Familien sind.

Die moderne Hierarchie taxonomischer Kategorien ist ein typisches Beispiel einer einschließenden Hierarchie. Ein konkretes Beispiel: hundeartige Arten, etwa Wolf, Kojote und Schakal, werden der Gattung *Canis* (Hunde) zugeordnet; die verschiedenen hundeartigen und fuchsartigen Gattungen sind in der Familie Canidae zusammengefaßt. Diese wiederum bilden zusammen mit den Katzen, Bären, Wiesel und anderen verwandten Familien die Ordnung Carnivora. Klasse, Unterstamm, Stamm und Reich sind weitere aufeinanderfolgende höhere Ränge in dieser Hierarchie. Jedes höhere Taxon enthält die Taxa der niedrigeren, untergeordneten Ränge.

In der Theorie lassen sich einschließende klassifizierende Hierarchien sowohl mit der aristotelischen Logik als auch mit Hilfe der aufbauenden Klassifikation aufstellen. Im Laufe der Geschichte hat die logische Teilung jedoch niemals zu einer gut definierten taxonomischen Hierarchie geführt, da jede Ebene für sich behandelt wurde, denn jede „Art“ (im logischen System definiert) wurde auf der nächst niedrigeren hierarchischen Stufe zu einer „Gattung“. Selbst als Tournefort wie auch Linnaeus die Gattung weitgehend stabilisierten, erkannten sie lediglich zwei höhere Kategorien an, an denen sie zudem nur wenig interessiert waren (siehe oben).

Linnaeus wandte als erster die höheren Kategorien rational und im großen und ganzen konsequent an. Dennoch war sein Denken immer noch zu stark von dem Prinzip der aristotelischen Teilung beherrscht, als daß es ihm möglich gewesen wäre, eine völlig folgerichtige einschließende Hierarchie aller Organismen vorzuschlagen. Diese Entwicklung setzte sich erst in den zwei Jahrzehnten zwischen 1795 und 1815 durch (Winsor, 1976b, S. 2–3). Für diesen begrifflichen Wandel war in starkem Maße die Gruppe pro-

minenter Taxonomen am Pariser Museum d'Histoire Naturelle verantwortlich. Allerdings machten sich die verschiedenen Autoren die neue Denkweise in unterschiedlichem Maße zu eigen. Zum Beispiel war Lamarcks Hierarchie der höheren Taxa (*masses*) immer noch strikt ausschließend, obgleich auf der Ebene der niederen Kategorien zusammensetzende, also einschließende Elemente vorhanden waren. Cuviers vier Stämme (*embranchements*) besaßen keine hierarchische Verbindung untereinander, bzw. wenn sie miteinander verbunden waren, so war es eine rein ausschließende Verbindung. Allerdings lassen sich innerhalb dieser Stämme, bei den niederen Kategorien, einige einschließende hierarchische Tendenzen beobachten.

Die Methode, mit Hilfe eines aufbauenden Verfahrens einschließende Hierarchien zu konstruieren, ist aus einer Reihe von Gründen bedeutungsvoll. Erstens wäre niemand auf den Gedanken gekommen, wie Darwin eine Theorie der gemeinsamen Abstammung vorzuschlagen, wenn es keine einschließende Hierarchie taxonomischer Kategorien gegeben hätte. Von unmittelbarem Interesse ist, daß die neue Methode sowohl praktische als auch philosophische Fragen aufwirft: Auf welchen Prinzipien soll die Konstruktion einer einschließenden Hierarchie aufbauen? Dies war ein besonders brennendes Problem, da das Denken der meisten Taxonomen immer noch von der *scala naturae*, einer ausschließenden Hierarchie beeinflusst, wenn nicht beherrscht war.

Die Realität der höheren Kategorien und Taxa

Schon seit dem 17. Jahrhundert hat es mehr oder weniger heftige Auseinandersetzungen über die „Realität“ der höheren Kategorien gegeben. Essentialisten wie Linnaeus beharrten dogmatisch darauf, zumindest die Gattung, gekennzeichnet durch ihre Essenz, sei ein „reales“ Phänomen. Taxonomen mit nominalistischen Tendenzen waren unter der Führung von Buffon (1749) mit gleichem Nachdruck der Ansicht, es existierten lediglich Individuen, und zumindest die höheren Kategorien wie Gattung, Familie und Klassen seien lediglich willkürliche Konventionen des menschlichen Geistes. Die Tatsache, daß im 17. Jahrhundert keine zwei Botaniker zu derselben Klassifikation gelangten, schien zweifellos das nominalistische Argument zu bestätigen. Durch seine Unterscheidung zwischen dem Abstrakt-Idealen und dem Konkret-Realen legte Buffon die Grundlage für eine Lösung, doch setzte sich die Kontroverse noch weitere zweihundert Jahre fort.

Für diese lange Dauer der Auseinandersetzung war in erster Linie eine terminologische Verwirrung verantwortlich: der Ausdruck „Kategorie“ wurde in zwei völlig verschiedenen Bedeutungen verwandt. Erst als für eine der zwei früheren Bedeutungen ein neuer Ausdruck, das Wort „Taxon“ eingeführt wurde, konnte diese Verwechslung beseitigt werden [25].

Ein *Taxon* ist eine „Gruppe von Organismen beliebigen taxonomischen Ranges, die hinlänglich verschieden ist, so daß es gerechtfertigt erscheint, sie zu benennen und einer bestimmten Kategorie zuzuordnen“. Unter dem Aspekt der Logik ist ein Taxon ein Individuum, und die einzelnen Tiere oder Pflanzen, aus denen sich das Taxon zusammensetzt, sind *Teile* des Taxons (Ghiselin, 1975; Hull, 1976). Eine *Kategorie*, in ihrer begrenzten, modernen Bedeutung, bestimmt den Rang oder die Stufe in einer hierarchischen Klassifikation. Dabei handelt es sich um *eine* Klasse, zu der alle Taxa gehören, denen der entsprechende Rang zuerkannt wurde. Der Unterschied zwischen Taxon und Kategorie läßt sich am besten an einem Beispiel erläutern: Rotkehlchen, Drosseln, Singvögel,

Sperlingsvögel, Vögel, Wirbeltiere, Chordatiere und Tiere sind Gruppen von tatsächlichen Organismen; sie sind Taxa. Welcher Rang den genannten Taxa in der hierarchischen Klassifikation zugewiesen wird, wird durch die Kategorien angezeigt, in die sie eingeordnet werden: Art, Familie, Unterordnung, Ordnung, Klasse, Unterstamm, Stamm und Reich.

Die Frage, „sind die höheren Kategorien real?“, muß also in zwei getrennte Fragen aufgelöst werden: (1) Sind die (meisten) Gruppen (Taxa), die wir in die höheren Kategorien einordnen, gut abgegrenzt? Und (2) Ist es möglich, eine objektive (nicht willkürliche) Definition von höheren Kategorien wie Gattung, Familie oder Ordnung zu geben? Die Antwort auf die erste Frage ist ein eindeutiges ja, die Antwort auf die zweite Frage dagegen ein ebenso klares nein. Taxa wie Kolibris, Menschenaffen oder Pinguine sind außerordentlich „natürlich“ oder „real“ (d.h. gut abgegrenzt), und doch ist der Rang, der ihnen in der Kategorie zugewiesen wird, subjektiv, zumindest gilt dies für Taxa oberhalb der Artebene. Es kommt vor, daß ein Taxon von einem Systematiker in die Kategorie der Familie eingestuft wird, von einem zweiten Autor in eine niedrigere Kategorie (Tribus) und von einem dritten in eine höhere (Überfamilie). Mit anderen Worten: der Rang in der Hierarchie ist weitgehend eine willkürliche Entscheidung. Alle jene, die so hitzig über die Realität oder Nicht-Realität von Kategorien diskutierten, sprachen ganz einfach über verschiedene Dinge. Zwar hatten einige frühere Autoren dies bereits deutlich verstanden (beispielsweise Plate, 1914), doch blieb die Unterscheidung noch so lange unberücksichtigt, bis die terminologische Differenzierung eingeführt wurde.

5 Gruppieren nach gemeinsamer Abstammung

Die empirisch arbeitenden Taxonomen hatten keine kausale Erklärung dafür, daß man Arten nach ihrer „Verwandtschaft“ oder „Ähnlichkeit“ einordnen kann. Strickland (1840) definierte die Ähnlichkeit (affinity) als „die Verwandtschaftsbeziehung zwischen zwei oder mehr Angehörigen einer natürlichen Gruppe, oder, mit anderen Worten, eine Übereinstimmung in essentiellen Merkmalen“, doch ließ er dabei die Schlüsselworte „natürlich“ und „essentiell“ undefiniert. Es war Darwin, der die Lücke in der Erklärung schloß und zeigte, warum es natürliche Gruppen gibt und warum sie „essentielle“ Merkmale gemeinsam haben. Von ihm stammt aber die grundlegende Theorie der biologischen Klassifikation. Niemand vor Darwin hatte so eindeutig festgestellt, daß die Angehörigen eines Taxon ähnlich sind, weil sie von einem gemeinsamen Vorfahren abstammen. Gewiß, die Idee war nicht völlig neu; schon Buffon hatte mit der Möglichkeit gespielt, daß ähnliche Arten, wie Pferd und Esel oder alle Katzen, möglicherweise von einer gemeinsamen Ahnenart abstammten, und das gleiche hatten auch Erasmus Darwin und einige der deutschen Evolutionisten getan. Linnaeus hatte in seinen späteren Jahren die Ansicht geäußert, die Angehörigen eines höheren Taxon seien möglicherweise das Resultat von Hybridation, doch setzten weder Buffon noch Linnaeus diese Spekulationen in eine Theorie der Klassifikation oder der Evolution um. Auch als Pallas 1766 und Lamarck 1809 und 1815 baumähnlich verzweigte Verwandtschaftsdiagramme vorschlugen, hatte dies keinen Einfluß auf die hierarchische Klassifikation (Simpson, 1961, S. 52).

Nur wenigen ist klar, daß Darwin der Begründer des gesamten Gebietes der evolutionären Taxonomie war. Wie Simpson richtig feststellte, „stammt die evolutionäre Taxonomie deutlich und fast ausnahmslos von Darwin“. Gemeint ist damit nicht nur, daß die Theorie der Abstammung von gemeinsamen Vorfahren automatisch eine Erklärung für die meisten Ähnlichkeitsgrade unter den Organismen liefert (was sie tatsächlich tut), sondern auch, daß Darwin eine wohlgedachte Theorie mit einer detaillierten Darstellung von Methoden und Schwierigkeiten entwickelte [1]. Das ganze dreizehnte Kapitel seines Werkes *Origin of Species** (S. 411–458 der ersten Auflage) ist der Darstellung seiner Klassifikationstheorie gewidmet. Sie beginnt mit den oft zitierten Sätzen: „Seit den frühesten Zeiten der Erdgeschichte gleichen organische Wesen einander in abnehmendem Grade, so daß sie in Gruppen und Untergruppen geteilt werden können. Diese

* Textstellen aus *Origin of Species* sind zum Teil aus der deutschen Ausgabe *Die Entstehung der Arten* (Stuttgart: Philipp Reclam Junior) zitiert. Die Seitenzahlen beziehen sich jedoch immer auf die englische Ausgabe. Gleiches gilt für *L. L. D.*, deutsch: *Leben und Briefe von Charles Darwin* (1883), 3 Bände

Einteilung ist keineswegs willkürlich, wie etwa die Gruppierung der Sterne zu Sternbildern“ (S. 411). Zwischen den Zeilen lehnt Darwin hier die häufig vorgebrachte Behauptung ab, die Klassifikationen, welche 1859 bereits einen beträchtlichen Grad an Ausgefeiltheit und Vervollkommenung erreicht hatten, seien ein willkürliches und künstliches Produkt der Taxonomen. Er fährt fort:

Die Naturforscher suchten die Arten, Gattungen und Familien nach einem sogenannten Natürlichen System zu ordnen. Aber was ist mit diesem System gemeint? Einige Autoren halten es einfach für einen Rahmen, in dem die Lebewesen, die sich am meisten gleichen, zusammengeordnet, die sich nicht gleichenden dagegen getrennt werden; ... Viele Naturforscher aber meinen, das Natürliche System bedeute noch mehr: sie glauben, daß es den Plan des Schöpfers enthülle. Solange jedoch nicht gesagt wird, ob mit dem Plan des Schöpfers die Ordnung in Zeit oder Raum oder beides gemeint ist, oder was sonst damit gemeint sein soll, scheint dieser unserer Kenntnis nichts hinzuzufügen. ... Ich glaube, daß unsere Klassifikation etwas mehr als die bloße Ähnlichkeit ausdrücken soll, und daß die gemeinsame Abstammung – die einzige bekannte Ursache großer Ähnlichkeit zwischen Lebewesen – das Band bildet, das zwar unter verschiedenen Modifikationsstufen verborgen ist, durch unsere Klassifikationen uns aber teilweise enthüllt wird (S. 413).

In *Origin of Species* wie auch in seinen Briefen unterstreicht Darwin immer wieder von neuem, daß „jede echte Klassifikation genealogisch ist“ (S. 420), daß aber „die Genealogie an und für sich noch keine Klassifikation gibt“ (*L. L. D.*, II, S. 247). Zwar war Darwin davon überzeugt, „daß die Anordnung der Gruppen einer Klasse, ihre gegenseitige Nebeneinander- und Unterordnung streng genealogisch sein muß, um als natürlich zu gelten“; er erkannte aber auch, daß es damit noch nicht genug war, sondern „daß ... das Maß von Verschiedenheit in den Zweigen oder Gruppen, obschon sie in gleichem Grade mit ihren gemeinsamen Vorfahren blutsverwandt sind, sehr ungleich sein kann, weil sie verschieden großen Abänderungen unterlagen; und dies wird dadurch ausgedrückt, daß die Formen in verschiedene Gattungen, Familien, Abteilungen und Ordnungen eingeteilt werden“ (S. 420). Dies ist eine sehr wichtige Feststellung, denn sie spricht, wie weiter unten noch zu erörtern sein wird, den Hauptunterschied zwischen zwei modernen taxonomischen Schulen an, der Kladistik und der evolutionären Taxonomie.

An dieser Stelle verweist Darwin auf sein berühmtes phylogenetisches Diagramm *Origin of Species* (S. 116), wo jede von drei Arten (A, F und J), die im Silur der gleichen Gattung angehörten, moderne Abkommen sehr unterschiedlichen Ranges besitzt. Die von der Art F abstammende Linie änderte sich so wenig, daß sie immer noch der silurischen Gattung zugeordnet wird, wohingegen ihre Schwestergruppen A und J heute andere Familien oder sogar Ordnungen darstellen (S. 125). Beim Einordnen der Rankenfüßer bestimmte Darwin gewöhnlich den Rang aufgrund des Divergenzgrades, und nicht anhand der Nähe zum Verzweigungspunkt (Ghiselin und Jaffe, 1973; Mayr, 1974c).

Darwin verwandte etwa acht Jahre auf die Klassifikation der Cirripeden (Rankenfüßer) und gewann dabei, theoretisch wie auch praktisch, einen großen Einblick in die Klassifikation (Ghiselin, 1969). Auf diese Erfahrung gestützt, konnte er eine Liste von Empfehlungen aufstellen, die dem Taxonomen behilflich sein sollten, herauszufinden, welche Ähnlichkeiten für die Bestimmung der „Abstammungsnähe“ (propinquity of descent) am brauchbarsten sind. Vor allem unterstrich er immer wieder die Bedeutung des Gewichtens des taxonomischen Wertes (Informationsgehalts) aller Merkmale:

Man könnte meinen (und man tat es in alten Zeiten auch wirklich), daß diejenigen Teile der Organisation, die die Lebensgewohnheiten und die allgemeine Stellung der Geschöpfe im Naturhaushalt bestimmen, für ihre Einteilung besonders wichtig seien. Aber nichts ist falscher als das. ... Als allgemeine Regel kann sogar gelten: Je lockerer die Beziehungen eines Körperteils zu den besonderen Lebensgewohnheiten eines Geschöpfes sind, desto wichtiger ist er für die Klassifikation. (S.414; siehe auch S.425)

Insbesondere lehnt Darwin die unter den Botanikern des 17. und 18. Jahrhunderts und seit Cuvier auch unter den Zoologen weit verbreitete Idee ab, je wichtiger eine Struktur für das Überleben und den Fortbestand eines Organismus sei, um so wichtiger sei sie auch für seine Klassifikation. Einen Fall nach dem anderen führt Darwin an (S.415–416), um diesen Gedanken zu widerlegen. „Daß die bloße physiologische Bedeutung eines Organs keineswegs seinen Wert für die Klassifikation bestimmt, erkennen wir schon daraus, daß in verwandten Gruppen, bei denen ... dasselbe Organ auch dieselbe physiologische Bedeutung hat, dessen Wert für die Klassifikation doch sehr verschieden ist“ (S.415). Er erläutert dies an dem unterschiedlichen Wert, der den Fühlern als taxonomischem Merkmal bei verschiedenen Insektenfamilien zukommt.

Dieser Ratschlag Darwins bedeutet keineswegs, daß er die Bedeutung der natürlichen Selektion verneinte. Vielmehr hatte er das Empfinden, daß besondere Anpassungen möglicherweise nur einen begrenzten Anteil des genetischen Besitzes einer Gruppe betreffen und somit weniger informativ sind als der allgemeine Habitus. Außerdem können besondere Anpassungen unabhängig voneinander in mehreren nicht miteinander verwandten Entwicklungslinien erworben werden, mit anderen Worten: sie sind konvergent. Spezielle Anpassungen können auf Konvergenz beruhen; diese Einsicht schützt den Taxonomen davor, Konvergenzen als Beweise für gemeinsame Abstammung anzusehen. Andere, manchmal sogar scheinbar sehr geringfügige Typen von Merkmalen haben einen weitaus größeren Informationsgehalt: „Die Bedeutung geringfügiger Merkmale für die Klassifikation hängt hauptsächlich von ihren Beziehungen zu anderen mehr oder minder wichtigen Merkmalen ab. Der Wert von miteinander verbundenen Merkmalen ist in der Naturgeschichte tatsächlich sehr groß“ (S.417). Darwin war sich also durchaus der simultanen Variation mehrerer Merkmale bewußt. Nach Erörterung der besonderen Eigenschaften einiger Merkmale, etwa embryologischer, rudimentärer und geographischer Merkmale, kommt er zu dem Schluß:

Alle die erwähnten Regeln, Behelfe und Schwierigkeiten der Klassifikation lassen sich ... dadurch erklären, daß das natürliche System auf der Abstammung mit Modifikationen begründet ist, daß die Merkmale, die die Naturforscher für ein Zeichen echter Verwandtschaft zweier oder mehrerer Arten halten, von einem gemeinsamen Vorfahren ererbt worden sind und also jede echte Klassifikation genealogisch ist, und daß ferner die Gemeinsamkeit der Abstammung das unsichtbare Band bildet, das die Naturforscher unbewußt suchten (S.420).

Für die Merkmalsbewertung schlägt Darwin gewisse Regeln vor, von denen wir einige bereits erwähnt haben. Wie Ray, Lamarck, de Jussieu, Cuvier, de Candolle und die meisten Klassifikatoren vorangehender Jahrhunderte, unterstreicht auch Darwin den hohen taxonomischen Wert von Merkmalen, die über große Gruppen hinweg *konstant* sind. Außerdem betont er die Bedeutung korrelierter Merkmalskomplexe, vorausgesetzt, sie

sind nicht nur das Resultat einer ähnlichen Lebensweise. Einen recht großen Abschnitt widmet er den Ähnlichkeiten der Körperform aufgrund *konvergenter* Entwicklung (S. 427) und warnt den Taxonomen davor, sich von derartiger „Ähnlichkeit, die nur auf Analogie oder Anpassung beruht“ (S. 427), irreführen zu lassen [2].

Die theoretischen Diskussionen der evolutionären Klassifikation in den darauffolgenden hundert Jahren waren wenig mehr als Fußnoten zu Darwin. Nichts von Darwins Regeln oder Prinzipien ist seither widerlegt worden, und ebenso wenig hat man seither etwas von spezieller Bedeutung hinzugefügt. Zwei von Darwins Empfehlungen sind besonders wichtig. Eine besteht in dem Ratschlag, zwischen Ähnlichkeiten aufgrund von Abstammung einerseits und auf Konvergenz beruhender äußerer Ähnlichkeit andererseits zu unterscheiden. Ein Merkmal wie die Chorda dorsalis zum Beispiel hat einen hohen taxonomischen Wert, da es Teil eines komplexen Merkmalssystems ist, das kaum zweimal unabhängig voneinander entstanden sein konnte. Andererseits ist die Metamerie (Segmentierung) ein auch nicht annähernd so grundlegendes Merkmal, da eine Fülle von Beweisen dafür vorliegt, daß sie im Tierreich mindestens zweimal unabhängig voneinander entstanden ist. Denn es ist höchst unwahrscheinlich, daß zwischen der Metamerie der Wirbeltiere und der der Arthropoden irgendein phylogenetischer Zusammenhang besteht.

Darwins andere Empfehlung geht dahin, Merkmale zu „gewichten“. Eine derartige Bewertung ist wichtig, da einige Merkmale einen weit größeren Informationsgehalt besitzen als andere. Die phylogenetische Gewichtung, wie Darwin sie praktizierte, ist ein nachträglicher Gewichtungsprozeß. Der Wert eines Merkmals ergibt sich aus seiner Korrelation mit den (durch verschiedene Testmethoden ermittelten) am sichersten etablierten Teilen von Klassifikationen. Einige Taxonomen hatten Schwierigkeiten mit der Unterscheidung zwischen dieser Gewichtung und der *a priori*-Gewichtung (wie sie von Cesalpino und Cuvier angewandt wurde). Doch läßt sich dies mittels angemessener Analyse erreichen, und seitdem man sich der phylogenetischen *a posteriori*-Bewertung mit erneutem Interesse zugewandt hat (Mayr, 1959 a; Cain, 1959 b), hat sie sich als brauchbare Methode erwiesen (Mayr, 1969). Heute verschmilzt sie mit Computer-Bewertungsverfahren.

Der Grund für den höchst ungleichen Informationsgehalt sogenannter taxonomischer Merkmale ist bisher noch nicht eindeutig geklärt worden, man nimmt jedoch an, er sei dadurch bedingt, daß einige Komponenten des Phänotyps viel fester in den Genotyp eingebaut sind als andere. Je tiefer ein Merkmal oder Merkmalskomplex genetisch verwurzelt ist, um so wahrscheinlicher wird er geeignet sein, Verwandtschaftsbeziehungen erkennen zu lassen. Die Arbeiten von Schmalhausen, Waddington und Lerner haben gezeigt, daß der Genotyp durch seine Architektur in derart stabiler Weise integriert ist, daß bestimmte Komponenten des Phänotyps während der phyletischen Divergenz unverändert erhalten bleiben. Die zugrundeliegenden Kanalisierungen und Regulierungsmechanismen scheinen mitunter regelrecht von der Evolution unberührt zu bleiben, und das ist die Erklärung für die manchmal ganz unerwartete Stabilität scheinbar belangloser Komponenten des Phänotyps.

Auf die Methodik der Klassifikation hatte die Darwinsche Revolution nur einen geringfügigen Einfluß. Der Wendepunkt in der Geschichte der Taxonomie war zweifellos durch das Abgehen von Essentialismus und „Abwärtsklassifikation“ gekennzeichnet gewesen, und diese Entwicklung war bereits lange vor 1859 weitgehend abgeschlossen. Der entscheidende Beitrag Darwins zur Taxonomie war zweifacher Art: erstens lieferte

sein Begriff der gemeinsamen Abstammung eine erklärende Theorie für die Existenz der Linnaeischen Hierarchie und für die Homogenität von Taxa in einer „natürlichen“ Klassifikation; zweitens stellte Darwin, zumindest im Prinzip, die Vorstellung von der Kontinuität der Organismengruppen wieder her, die von Cuvier wie auch von den Naturphilosophen (in ihrer Theorie der Archetypen) abgelehnt worden war. Sehen wir uns einige Aspekte dieser beiden Beiträge ein wenig genauer an.

Die Bedeutung von Ähnlichkeit

Wie wir gesehen haben, hatten die Quinarianer und mehrere andere Zoologen und Botaniker in den zwanziger bis vierziger Jahren des 19. Jahrhunderts erkannt, daß es zwei Arten von Ähnlichkeit bei den Organismen gab. Die Ähnlichkeit zwischen einem Wal und einem Landsäugetier beruht auf Verwandtschaft, die Ähnlichkeit zwischen einem Wal und einem Fisch auf Analogie. Die tiefer denkenden unter diesen Forschern (etwa Strickland und Owen) erkannten, daß die Analogien durch Ähnlichkeit der Funktion entstanden waren, waren aber außerstande, die durch Verwandtschaft bedingte Ähnlichkeit (affinity) zu erklären, es sei denn, sie beriefen sich auf den „Schöpfungsplan“. Darwin löste das Problem, indem er einfach feststellte, Ähnlichkeit sei Abstammungsnähe. Daraus ergab sich das Postulat, alle Taxa sollten aus Nachkommen des jeweils nächsten gemeinsamen Vorfahren bestehen oder, in Haeckels Ausdrucksweise, sie sollten monophyletisch sein. Zur Abgrenzung solcher Taxa war es notwendig, alle Ähnlichkeiten und Unterschiede sorgfältig zu erforschen, um unterscheiden zu können zwischen durch gemeinsame Abstammung bedingten Merkmalen (den einzigen, die für die Klassifikation brauchbar sind) und analogen (konvergenten) Merkmalen (wie Hakenschnäbel bei Falken und Eulen oder Schwimmfüße bei Wasservögeln), die unabhängig voneinander aufgrund der Ähnlichkeit der Funktion erworben wurden.

Die Wiederherstellung der Kontinuität

Die Ablehnung der Stufenleiter der Vervollkommenung durch die vergleichenden Anatomen des frühen 19. Jahrhunderts hatte zur Folge, daß so viele unabhängige Einheiten anerkannt wurden, wie es Archetypen (Baupläne) gab. Gleichwohl suchte man immer noch herauszufinden, was höher oder was niedriger war, wie dies in dem Rat zum Ausdruck kommt, den Louis Agassiz seinen Schülern gab: „Jede Tatsache, die Sie vorbringen können, um zu zeigen, daß eine Ordnung höher ist als eine andere, ist echte wissenschaftliche Forschung“. Darwins Interpretation der Linnaeischen Hierarchie als ein System, das die gemeinsame Abstammung widerspiegelt, stellte nicht nur das Prinzip der Kontinuität wieder her, sondern bedeutete auch ein gewaltiges Forschungsprogramm. Niemand begriff dies deutlicher als Haeckel, der seinen Ehrgeiz daransetzte, alle Tier- und Pflanzentaxa auf der Grundlage ihrer Abstammung miteinander zu verbinden und dies in Form von Stammbäumen darzustellen, wie sie seither die Lehrbücher der Systematik zieren. Haeckel war ein Künstler und stellte seine Phylogenien tatsächlich als malerische Bäume dar, die aber zunehmend durch baumähnliche Diagramme, sogenannte Dendrogramme, ersetzt wurden, von denen sich ein frühes Beispiel in Darwins *Origin of Species* findet (Voss, 1952).

Die Beziehung zwischen postulierter Stammesentwicklung und Klassifikation ist von 1859 bis heute umstritten geblieben. Schon 1863 lehnte T. H. Huxley alle phylogenetischen Überlegungen ab und forderte, alle Klassifikationen seien „auf rein strukturelle Überlegungen“ zu gründen. „Eine solche Klassifikation erhält ihre höchste Bedeutung als Aussage über die empirischen Gesetze der Korrelation von Strukturen.“ Huxleys Ansicht wich hier deutlich von der Darwins ab, dessen Prinzip es war, daß man keine Beobachtungen machen kann, wenn man keine Theorie besitzt. Heutzutage besteht der Trend, Darwins Grundsatz anzuwenden, indem man bei jedem Taxon fragt, ob die Merkmale der in ihm enthaltenen Arten erkennen lassen, daß das Taxon monophyletisch ist, d. h. indem man durchweg phylogenetische Postulate aufstellt und dann überprüft, ob diese von dem taxonomischen Beweismaterial bestätigt werden.

Für Haeckel gab es keinen Zweifel daran, daß sich eine Klassifikation auf Verwandtschaft gründen mußte, und daß man die Verwandtschaft erfuhr, sobald man die Stammesentwicklung verstanden hatte. Die Hauptaufgabe beim Klassifizieren bestand somit darin, Methoden zu entwickeln, mit denen man die Phylogenese herausfinden würde. Unter diesen Methoden gab es eine, die Haeckel und seine Zeitgenossen faszinierte, die Theorie der *Rekapitulation* (Gould, 1977). In ihrer klassischen Form besagte diese Theorie, die ontogenetischen Stadien rekapitulierten die Erwachsenenstadien der Vorfahren (siehe Kapitel 10). Man weiß heute, daß diese Theorie falsch ist, doch sie hatte großen heuristischen Wert, ließ sie doch die vergleichende Embryologie entstehen und führte zu vielen spektakulären Entdeckungen. Ihr größter Triumph war Kowalewskys Nachweis einer Chorda bei den Larven der Manteltiere (Tunicata); das bewies, daß sie Chordatiere sind und keine Mollusken, wie man vorher angenommen hatte. Die Tatsache, daß Säugetierembryonen Kiemenbögen haben wie ihre Fischvorfahren (entdeckt von H. Rathke, 1825), und viele ähnliche Entdeckungen der vergleichenden Embryologie zeigten, daß eine modifizierte Rekapitulationstheorie recht wohl annehmbar ist, die besagt, daß Embryonen häufig embryonale Stadien ihrer Vorfahren wiederholen. Der heuristische Wert der vergleichenden Embryologie war bereits zwischen 1820 und 1859 zur Genüge bewiesen worden durch die Entdeckung der typischen Krebslarven von Rankenfüßern (Winsor, 1969), durch die Klärung des Lebenszyklus einiger parasitärer Krebse und schließlich durch den Nachweis, daß der zerbrechliche Haarstern *Comatula* nichts anderes ist als der Kopf der Seelilie *Pentacrinus*. Ja, der Wert der vergleichenden Embryologie als Ergänzung zur vergleichenden Anatomie war der Leitgedanke von Louis Agassiz' Lowell-Vorlesungen der Jahre 1848–49. Seit 1836 hatte Agassiz sich mit der Idee getragen, daß es einen dreifachen Parallelismus gäbe zwischen Fossiliengeschichte, embryologischer Entwicklung und Rang in der Klassifikation (Winsor, 1976 b, S. 108).

Das Endresultat der Forschungen in der vergleichenden Anatomie und Embryologie war, daß man bei den Tieren eine unnatürliche Klasse oder einen unnatürlichen Stamm nach dem anderen dadurch zu einer natürlichen Klasse oder einem natürlichen Stamm machte, indem man nicht-verwandte Elemente aus ihnen entfernte, etwa Rankenfüßer und Manteltiere aus den Mollusken, und – was sehr wichtig war –, indem man Cuviers Stamm der Radiata auseinanderbrach (Winsor, 1976 b). Dieses Verstehenlernen der Verwandtschaft der Hauptgruppen von Wirbellosen, das seinen ursprünglichen Anstoß Cuvier und Lamarck verdankte, machte in den fünfzig Jahren vor Erscheinen des *Origin* wahrscheinlich ebenso große (oder noch größere) Fortschritte wie in den fünfzig Jahren danach. Die sorgfältige morphologische Analyse trug mehr zum Erkennen und Abgren-

zen natürlicher Taxa bei als die phylogenetische Theorie. Doch in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts war die Erstellung von Stammbäumen eine Lieblingsbeschäftigung von Zoologen [3].

Die Klassifikation der wichtigsten Pflanzentaxa wurde von der Evolutionstheorie wohl noch weniger berührt als die Tierklassifikation. Unbewußt blieben die Prinzipien der *scala naturae*, das Voranschreiten vom Einfachen (Primitiven) zum Komplexen, über einen langen Zeitraum hinweg das Leitprinzip der Botaniker. Die Klassifikation der Blütenpflanzen (Angiospermen) war durch zwei Hindernisse erschwert: Erstens gründete sie sich fast ausschließlich auf die Blütenstruktur; Holzanatomie und chemische Bestandteile sind erst in den letzten dreißig oder vierzig Jahren ernsthaft in die Liste brauchbarer Merkmale aufgenommen worden. Das zweite Handikap war eine irrige Auffassung davon, welches die ursprünglichen Blüten seien. Lange Zeit nahm man nämlich an, die ersten Angiospermen seien durch den Wind bestäubt worden und besäßen keine Blütenblätter, weshalb man unter den rezenten Familien solche wie Betulaceae, Fagaceae und verwandte Familien (Amentiferae), die vom Wind bestäubt werden, für die primitivsten gehalten hat. Heute weiß man, daß Windbestäubung und der damit zusammenhängende Abbau der Blüten sekundär ist und daß am ältesten eine ganz andere Gruppe von Familien ist, die mit den Magnoliaceae und den Ranunculaceae (Ranales) verwandt ist. Die Verbindungsglieder zwischen dieser Gruppe und den Samenfarne, in denen man die Stammväter der Angiospermen vermutet, sind im Fossilienmaterial bisher noch nicht gefunden worden. Die Behandlung dieser Fragen in den jetzt führenden Lehrbüchern läßt nicht nur den Grad der Aktivität auf diesem Gebiet in den letzten Jahrzehnten erkennen, sondern zeigt auch den bemerkenswerten Fortschritt, der bei der Abgrenzung ziemlich homogener, natürlicher Taxa erzielt worden ist.

Die Entwicklung der Botanik im 19. Jahrhundert ist wohl durch nichts so tiefgreifend beeinflusst worden wie durch Hofmeisters Forschungen über den Lebenszyklus und die Fortpflanzung der Kryptogamen und die Homologien ihrer Fortpflanzungsstrukturen. Sie ermöglichen den ersten Einblick in die Verwandtschaftsbeziehungen der Kryptogamen, sie rissen auch den zuvor unüberwindlichen Grenzwall zwischen Kryptogamen und Blütenpflanzen nieder. Hofmeisters Forschungen bewiesen eindeutig, daß dem gesamten Pflanzenreich ein mehr oder weniger einheitlicher Organisationsplan zugrundeliegt. Seine *Vergleichenden Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen* (1851) legten ein solides Fundament, auf dem man nach 1859 eine Phylogenie der Kryptogamen aufbauen konnte. Nachdem die Merkmale der verschiedenen Gruppen erst einmal deutlich herausgearbeitet worden waren, war es relativ einfach, sie mit Hilfe des Prinzips der gemeinsamen Abstammung zu ordnen.

Bald wandte sich die Aufmerksamkeit dem Studium der Variation in der Fortpflanzung in verschiedenen Kryptogamengruppen und ihren Verwandtschaftsbeziehungen zu. Bei keiner dieser Gruppen war eine Klärung so dringend nötig wie bei den außerordentlich heterogenen Fungi. Der große Pionier auf diesem Gebiet war Anton de Bary (1831–1888), der seine zahlreichen detaillierten Analysen des Lebenszyklus verschiedener Fungusgruppen in den Jahren 1866 und 1888 zusammenfaßte und damit eine stabile Grundlage für die eifrige Tätigkeit seiner Nachfolger schuf. Die Bedeutung und Einzigartigkeit der Fungi kommt darin zum Ausdruck, daß mehrere Forscher sie heute von den Pflanzen abtrennen und in ein getrenntes Reich stellen.

Der Niedergang der makrotaxonomischen Forschung

Nach 1880 nahm das Interesse an der Makrotaxonomie und an der phylogenetischen Forschung allmählich, aber spürbar ab. Dafür gab es zahlreiche Gründe, deren einige in dem Gebiet selbst zu suchen sind, andere aber äußere Gründe waren. Am wichtigsten war vielleicht ein Gefühl der Enttäuschung angesichts der Schwierigkeit, eindeutige Ergebnisse zu erhalten. Ähnlichkeit ist gewöhnlich ein recht genauer Indikator der Verwandtschaft, wenn es um die Klassifikation von Taxa unterhalb des Ranges der Ordnungen geht. Bei der Einordnung der höheren Taxa (Ordnungen, Klassen und Stämme) ist die Ähnlichkeit keine verlässliche Richtschnur mehr, und daher waren die Fortschritte enttäuschend gering. Die meisten Nicht-Taxonomen sind erstaunt, wenn sie hören, wie wenig sicher unsere Kenntnis der Verwandtschaftsgrade der Organismen sogar heute noch ist. Zum Beispiel wissen wir bei der Mehrheit der Vogelordnungen immer noch nicht, welche andere Ordnung jeweils am nächsten mit ihr verwandt ist. Das gleiche gilt für viele Säugetierfamilien und -gattungen, zum Beispiel für die Lagomorpha, Tubulidentata, Xenarthra und die Tupajas.

Doch diese Ungewißheiten bei der Klassifikation der höheren Wirbeltiere sind unbedeutend im Vergleich zu denen, die bei der Einstufung der Wirbellosen, der niedrigen Pflanzen und vor allem der Prokaryota und Viren bestehen. Liest man heutige Abhandlungen über die Klassifikation der niederen Wirbellosen, so ist man über die Tatsache verblüfft, daß heute zum Teil dieselben Fragen immer noch umstritten sind, um die sich die Auseinandersetzungen in den siebziger, achtziger und neunziger Jahren des vorigen Jahrhunderts drehten. In der Regel gibt es zwar Meinungen, denen die Mehrheit zustimmt, doch ist die bloße Tatsache, daß einige Forscher auf das heftigste unorthodoxe Alternativen verfechten, ein Gradmesser der immer noch herrschenden Unsicherheit. Um dem Leser eine Vorstellung von den Problemen zu vermitteln, bei denen die Ansichten auseinandergehen, möchte ich einige Fragen stellen: Aus welcher Gruppe von Protozoen haben sich die Metazoen entwickelt? Besitzen alle Metazoen einen einzigen Stammvater unter den Protozoen oder haben sich die Schwämme getrennt entwickelt? Rangieren die Mesozoen, die Coelenterata oder die Turbellaria als primitivste Metazoen über den Schwämmen? Ist die Aufteilung der höheren Wirbellosen in Protostomia und Deuterostomia natürlich? In welche dieser beiden Gruppen (sofern man sie anerkennt) gehören die Tentaculata (Lophophorata)? Wie zuverlässig ist die Theorie der Archicoelomata?

Viele Probleme der Verwandtschaft bei den Arthropodentaxa sind ebenfalls noch ungelöst, genauso wie die Herleitung der Arthropoden von den Anneliden. Kerkut (1960) hat richtig auf diese Unsicherheiten aufmerksam gemacht, deren sich niemand besser bewußt ist als die Spezialisten selber. Da dies hier eine Ideengeschichte ist, ist es unmöglich, die Geschichte der aufeinanderfolgenden Klassifikationen der höheren Tier- und Pflanzentaxa in den letzten zweihundert Jahren auch nur zu skizzieren. Es ist eine faszinierende Geschichte [4]. In jeder Generation erweckten neue Prinzipien (etwa das der Rekapitulation) oder neu entdeckte Merkmale neue Hoffnungen, doch der Fortschritt war langsam.

Angesichts der erfolglosen Versuche, die Verwandtschaftsbeziehungen der wichtigsten Tierstämme zu ergründen, lehnte zumindest ein kompetenter Zoologe um die Jahrhundertwende die Abstammung von gemeinsamen Vorfahren ab. Fleischmann (1901) nannte die Theorie einen schönen Traum, der jedoch durch keine Fakten gestützt werde.

Kerkut zog fünfzig Jahre später zwar keine so extreme Schlußfolgerung, war aber ebenso pessimistisch hinsichtlich der Frage, ob man jemals zu einem Verständnis der Verwandtschaft der höheren Tiertaxa gelangen würde. Wir müssen ehrlich zugeben, daß unsere Unkenntnis dieser Verwandtschaftsbeziehungen immer noch groß genug, um nicht zu sagen, überwältigend, ist. Es ist dies ein deprimierender Zustand, wenn wir bedenken, daß seit der großen Zeit des Stammbaum-Aufstellens unmittelbar nach Erscheinen von Darwins *Origin* mehr als hundert Jahre vergangen sind. Die morphologischen und embryologischen Hinweise sind für die Aufgabe einfach nicht ausreichend.

Ein zweiter Grund für die nach-Darwinsche Ernüchterung hinsichtlich der Makrotaxonomie war die Verwirrung der Begriffe. Als Haeckel und seine Anhänger darauf bestanden, nur solche Klassifikationen seien natürlich, die auf Phylogenie beruhten, widersprachen seine Gegner mit dem Argument: und wie erkennen wir die Phylogenie? Werden nicht Phylogenien von den Befunden abgeleitet, zu denen man im Laufe der Aufstellung von Klassifikationen gelangt? Wie können wir also Klassifikationen auf Phylogenien aufbauen, ohne uns hoffnungslos in einem *circulus vitiosus* zu verstricken? Erst vor relativ kurzer Zeit hat man einen Ausweg aus diesem Dilemma gefunden: Weder basiert die Phylogenie auf Klassifikation, noch ist umgekehrt Klassifikation auf Phylogenie gegründet. Beide beruhen auf einer Erforschung „natürlicher Gruppen“, die man in der Natur vorfindet und die Merkmalskombinationen aufweisen, wie man sie bei Abkömmlingen von einem gemeinsamen Vorfahren erwarten würde. Sowohl Klassifikation als auch Phylogenie beruhen auf demselben Vergleich von Organismen und ihren Merkmalen und auf einer sorgfältigen Beurteilung ihrer Ähnlichkeiten und Unterschiede (Mayr, 1969). Die Vertreter der evolutionären Taxonomie stimmen heute darin überein, daß biologische Klassifikationen mit der vermuteten Phylogenie übereinstimmen müssen. Diese Begriffsklärung hat einem erneuten Interesse an der Klassifikation höherer Taxa den Weg bereitet.

Andere Ursachen für das Nachlassen des Interesses an der Makrotaxonomie nach 1900 waren äußerer Art. Die Behauptung der Mendelianer, Mutationen brächten neue Arten hervor, hatte zur Folge, daß sich ein Großteil der Tätigkeit in der Taxonomie auf die Mikrotaxonomie (das „Artenproblem“) verlagerte und schließlich in der neuen Systematik seinen Höhepunkt erreichte. Da man in weiten Kreisen die Unterarten als beginnende Arten ansah, widmeten viele Fachwissenschaftler – insbesondere Vogel-, Säugetier-, Schmetterlings- und Schneckenforscher – ihre ganze Aufmerksamkeit der Beschreibung neuer Unterarten. Die gründliche Beschäftigung mit der Artstufe brachte auch endlos viele noch unbeschriebene Arten zum Vorschein, und das alles trug zur Vernachlässigung der Makrotaxonomie bei.

Vielleicht der wichtigste Faktor, der für den Niedergang der Makrotaxonomie verantwortlich war, war die wachsende Konkurrenz seitens anderer Zweige der Biologie. Infolge der erregenden Entdeckungen in der experimentellen Biologie (Entwicklungsmechanik, Zytologie, Mendelsche Genetik, Physiologie, Biochemie) wandte sich die Mehrheit der begabtesten jungen Biologen diesen Gebieten zu. Die Folge war eine knappere personelle Besetzung in der Taxonomie und eine Verringerung der institutionellen Unterstützung dieses Zweiges der Biologie.

Von den 29 Referaten, die auf dem 1957 in Uppsala zum Gedächtnis des 250. Geburtstages von Linnaeus veranstalteten Symposium „Systematik heute“ gehalten wurden, befaßten sich lediglich vier mit Problemen der Makrotaxonomie. Damit wird in überzeugender Weise das überwiegende Interesse an der Artebene veranschaulicht, das

in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts für die Mehrheit der Taxonomen charakteristisch war. Trotzdem war auch während dieser Zeit ein schwaches Interesse an der Klassifikation höherer Taxa geblieben, was zur Veröffentlichung einer Reihe bedeutender Arbeiten über Probleme und Begriffe der Klassifikation geführt hat, etwa die von Bather (1927), Simpson (1945), Rensch (1947) und Huxley (1958). Mit Beginn der sechziger Jahre war die Aufgabe der neuen Systematik in der Mikrotaxonomie, zumindest die Entwicklung von Begriffen, weitgehend abgeschlossen, und die Zeit war reif für eine erneute Beschäftigung mit der Makrotaxonomie.

Die Notwendigkeit einer neuen Methodik

Der glänzende Anfang Darwins, die Entwicklung einer Theorie und Methodik der Makrotaxonomie, geriet nach ihm weitgehend in Vergessenheit. Die Maßstäbe, nach denen Gattungen, Familien und Ordnungen anerkannt und in noch höheren Taxa zusammengefaßt wurden, waren bei den verschiedenen Gruppen von Organismen höchst unterschiedlich. Bei den weniger bekannten Gruppen waren „Klassifikationen“ nach einem Einzelmerkmal, oder richtiger gesagt, Identifikationssysteme, immer noch sehr in Mode. Da verschiedene Autoren sich für verschiedene Schlüsselmerkmale entscheiden konnten, entstanden Kontroversen der gleichen Art, wie sie im 17. Jahrhundert für die Botanik charakteristisch gewesen waren. Die Taxonomen schlugen häufig neue Klassifikationen vor, für die sie keine angemessene Rechtfertigung vorbringen konnten außer dem Anspruch, sie seien „besser“. Für Linnaeus hatten die Namen der höheren Taxa den Zweck gehabt, als Gedächtnisstützen zu dienen, aber jene Zoologen und Botaniker, die Gattungen und Familien in immer kleinere Stücke aufspalteten, verloren dieses Ziel völlig aus den Augen. Das ging so weit, daß zum Beispiel bei den Vögeln gewisse Autoren in den zwanziger und dreißiger Jahren unseres Jahrhunderts für nahezu jede Art eine eigene Gattung anerkannten. Es gab keine Richtschnur für die Anwendung der höheren Kategorien. Ein berühmter Ornithologe verteilte die Vogelfamilien auf 25 Ordnungen, ein anderer ebenso hervorragender Autor ordnete sie in 48 Ordnungen ein. Wer von außen, etwa von den angewandten Wissenschaften (wie Medizin, Landwirtschaft oder Ökologie) her einen Blick auf die Makrotaxonomie warf, dem mußte die Situation in der Taxonomie völlig chaotisch erscheinen, was sie in der Tat auch war.

Dennoch war die Lage nicht ganz und gar hoffnungslos. Es gab wenigstens einige brauchbare Lehrbücher über Theorie und Praxis der zoologischen Systematik (Ferris, 1928; Rensch, 1934; Mayr, Linsley und Usinger, 1953). In der Literatur verstreut fanden sich gelegentlich einschneidende Erörterungen über bestimmte Aspekte der Klassifikationstheorie, beispielsweise von Mayr (1942, S.280–291) über die Bedeutung der Gattung und, wichtiger, von Simpson (1945) über die Theorie der Makrotaxonomie. Vielleicht die hervorragendste konstruktive Entwicklung der Epoche bestand darin, daß die höheren Taxa ökologische Bedeutung erhielten. Man erkannte, daß höhere Taxa aus Arten zusammengesetzt sind, die als Aggregat eine spezifische Nische oder Anpassungszone besetzen. Mit anderen Worten: Der Schwerpunkt verschob sich von dem morphologischen Merkmal als Kennzeichen eines höheren Taxon zur biologischen Bedeutung dieses Taxon im Naturhaushalt. Nichtsdestoweniger warf die Klassifikation für den Durchschnittsbiologen schwerwiegende Probleme auf, um es sehr gelinde auszudrücken. Die neue Systematik hatte, da sie sich weitgehend auf die Artebene konzentrierte,

keine Lösung für die Bedürfnisse der Makrotaxonomie gebracht. Die Hilfe mußte von anderer Seite kommen.

Unabhängig voneinander wurden zwei diametral entgegengesetzte Lösungen vorgeschlagen: numerische Phänetik und Kladistik. Beide neue Methoden waren nicht als Reformen gedacht, sondern als revolutionäre Substitution der bestehenden Verfahren.

Die numerische Phänetik

Bei fast jedem Klassifikationsverfahren werden Objekte aufgrund ihrer Ähnlichkeit in Gruppen eingeordnet. Doch die Konstruktion biologischer Klassifikationen mit der Methode der nachträglichen Merkmalsbewertung, wie sie von den empirischen Taxonomen seit Adanson praktiziert und von Darwin theoretisch gerechtfertigt wurde, setzt beträchtliche Kenntnisse und Erfahrung voraus. Völlig zu recht wurde daher gelegentlich die Frage laut, ob es nicht möglich sei, eine Methode zu entwickeln, mit der jemand ohne jede Erfahrung, ja sogar ein Nicht-Biologe, Arten in „natürliche“ Gattungen und höhere Taxa gruppieren könne. In der Tat wäre es sogar für den erfahrenen Taxonomen von Vorteil, wenn er in Fällen, in denen zwei oder mehr Autoren sich über die optimale Klassifikation nicht einig sind, auf eine automatische und objektive Methode zurückgreifen könnte. Das wesentliche Element eines derartigen Herangehens wäre die Entwicklung von Verfahren, mit denen sich Ähnlichkeitsgrade quantifizieren und eine qualitative oder subjektive Taxonomie in eine objektive, numerische Taxonomie umwandeln lassen.

Die Geschichte der numerischen Taxonomie ist noch nicht geschrieben. Erste bahnbrechende Bemühungen reichen bis in die Mitte des 19. Jahrhunderts zurück, obwohl die meisten von ihnen sich mit intraspezifischer Variation, insbesondere mit geographischer Variation befassen. Einzelne Versuche, numerische Methoden auf die Klassifikation von Arten, Gattungen und noch höhere Taxa anzuwenden, sind gewöhnlich in der taxonomischen Literatur begraben und nur einigen wenigen Spezialisten bekannt. Hinweise auf diese Literatur finden sich in Simpson, Roe und Lewontins *Quantitative Zoology* (1960).

Ein fast vergessener Pionier war der Genetiker A. H. Sturtevant (1939; 1942). Er traf zahlreiche Vorkehrungen, um möglichst jede Voreingenommenheit zu vermeiden und schloß alle erfahrungsgemäß adaptiv oder durch Entwicklung korrelierter Merkmale aus seinen Berechnungen aus. Bei einer Analyse von 39 Merkmalen von *Drosophila*-Arten konnte er 58 Arten in eine Reihe von Verwandtschaftsgruppen einordnen und, weit wichtiger, zu mehreren recht weitreichenden Verallgemeinerungen gelangen, die seither wiederholt bestätigt worden sind. Die erste dieser Verallgemeinerungen besagt, daß streng phänetische Methoden am zuverlässigsten sind, wenn sie auf nahe Verwandte angewandt werden, bei Anwendung auf entfernt verwandte Formen aber gewöhnlich zu widersprüchlichen Resultaten führen. Außerdem gelang ihm eine Definition sogenannter *guter Merkmale* („good characters“), indem er die Korrelation zwischen den verschiedenen Merkmalen in Tabellen erfaßte und entdeckte, daß diejenigen Merkmale die „besten“ sind, die als nützliche Indikatoren der wahrscheinlichen Natur anderer Merkmale dienen konnten, oder, mit anderen Worten, Merkmale, die mit anderen kovariante waren.

Nach Erfindung des Elektronenrechners kamen unabhängig voneinander drei Gruppen von Taxonomen, C. D. Michener und R. R. Sokal (1957) in Kansas, der Bakte-

riologe P. H. A. Sneath (1957) in London und A. J. Cain und G. A. Harrison (1958) in Oxford auf den Gedanken, Computerverfahren für die Quantifizierung der Ähnlichkeit und das Gruppieren von Arten und höheren Taxa für derartige quantitative Methoden einzusetzen. Der zentrale Aspekt ihrer Vorschläge war der, die integrierende Fähigkeit des menschlichen Gehirns, die in der klassischen Taxonomie das Ordnen von Taxa lediglich anhand von genauer Betrachtung oder durch Auflistung von Ähnlichkeiten erzielt hatte, durch die mechanischen Operationen des Computers zu ersetzen. Dies, so glaubten sie, würde die in der Vergangenheit übliche willkürliche und subjektive Bewertung durch eine objektive und beliebig wiederholbare Methode ersetzen. Zunächst waren sich alle drei Gruppen darin einig, daß allen Merkmalen gleiches Gewicht gegeben werden sollte, doch erkannten Cain und Harrison (1960) bald, daß die verschiedenen Merkmale unterschiedlichen Informationsgehalt besaßen, und schlugen daher ein „phyletisches Gewichten“ vor. Auch Michener distanzierte sich bald von seinem ursprünglichen Vorschlag. Die beiden verbleibenden Pioniere, Sokal und Sneath, jedoch taten sich zusammen und trugen 1963 in einem klassischen Werk, *Principles of Numerical Taxonomy*, ihre Methodologie und Philosophie vor. Die Bezeichnung „numerische Taxonomie“ war irreführend, da, wie Simpson und andere ausführten, numerische Methoden seit Generationen in der Taxonomie, und zwar bei den unterschiedlichsten taxonomischen Schulen, in Gebrauch waren. Es hat sich daher eingebürgert, das taxonomische Methodensystem von Sokal und Sneath mit dem Namen *numerische Phänetik* zu bezeichnen. Bedauerlicherweise wurden bei der Verbreitung der neuen Methode summarische Behauptungen aufgestellt, die später nicht bestätigt werden konnten. Zum Beispiel hieß es, zwei beliebige Wissenschaftler, die völlig unabhängig voneinander, jedoch mit demselben Merkmalskomplex arbeiteten, kämen mit der neuen phänetischen Methode zu identischen Schätzwerten der Ähnlichkeit zwischen zwei Organismen. Diese Behauptungen trafen offensichtlich nicht zu, und das rief unter erfahrenen traditionellen Taxonomen beträchtliche Gegnerschaft hervor [5]. Eine kräftig überarbeitete zweite Auflage (1973) von Sokal und Sneath enthält viele Verbesserungen. Weitere Arbeiten auf dem Gebiet der numerischen Taxonomie stammen von Jardine und Sibson (1971) und Clifford und Stephenson (1975). Ein etwas anderer Ansatz findet sich auch bei Throckmorton (1968).

Wie Darwin bereits dargelegt hatte, haben verschiedene Merkmale einen verschiedenen Informationsgehalt, und wenn man verschiedene Gemische von Merkmalen auswählt, gelangt man oft zu recht unterschiedlichen Klassifikationen. Verschiedene Körperteile, verschiedene Stadien im Lebenszyklus, und morphologische im Gegensatz zu biochemischen Merkmalen – sie alle führen zu anderen Ähnlichkeitsschätzwerten. Um ihre Objektivität zu beweisen, schlug die numerische Phänetik vor, die Art als Klassifikationseinheit abzulehnen und durch „operationale taxonomische Einheiten“ (*operational taxonomic units* – OTUs) zu ersetzen, als ob das eine Verbesserung wäre. Tatsächlich führte dies zu denselben praktischen Schwierigkeiten, die zur Aufgabe des typologischen Artbegriffs geführt hatten. Die Phänetiker mußten entweder die verschiedenen Geschlechter, Altersklassen und Morphen als verschiedene OTUs behandeln und dann Männchen und Weibchen und andere stark abweichende Phänotypen in verschiedene Taxa einteilen, oder aber sie mußten eine sehr sorgfältige Analyse biologischer Varianten (Phäna) vornehmen, und solche Varianten zu OTUs zusammenfassen, die mit den biologischen Arten zusammenfallen. Eine solche Bewertung der Variation, wenn auch weitaus realistischer, erforderte jedoch genau die gleiche Art subjektiver Beurteilungen, die durch die „objektive“ phänetische Methode angeblich ausgeschlossen worden waren.

Der weitaus wichtigste Unterschied zwischen traditionellen Taxonomen und numerischen Phänetikern liegt in ihrer Einstellung zur Bewertung taxonomischer Merkmale, wobei es nur drei Möglichkeiten gibt. Bei der ersten sind alle Merkmale gleichwertig, d. h. haben bei der Klassifikation dieselbe Bedeutung. Obschon die Anhänger der Phänetik dies als eine „nicht-gewichtende“ Methode bezeichnet haben, ist es natürlich ein vorheriges Gewichten, wenn man jedem Merkmal die gleiche Bedeutung zuteilt. Es ist ebenso irreführend wie das *a priori*-Bewertungsverfahren von Aristoteles, Cesalpino und Cuvier. Ob ein im Wasser lebendes wirbelloses Tier eine Chorda besitzt oder nicht, ist von größerem taxonomischem Wert als hundert andere Merkmale. Daß einige Merkmale eine Fülle an Information über Verwandtschaft enthalten, während andere lediglich „Geräusch“ sind, hat bereits Adanson vor mehr als zweihundert Jahren betont (*Fam. pl.* 1763, I, S. clxvii).

Die zweite Möglichkeit des Gewichtens besteht darin, daß man eine Reihe feststehender Kriterien zugrundelegt, etwa physiologische Bedeutung, anhand derer man die relative taxonomische Bedeutung verschiedener Merkmale bestimmen kann. Dies war die *a priori*-Methode von Aristoteles und Cuvier. Die dritte Option schließlich ist ein *a posteriori*-Bewerten, bei dem die Organismen zuerst (unter Berücksichtigung zahlreicher Merkmale und Merkmalskombinationen) in anscheinend natürliche Gruppen geordnet werden und dann denjenigen Merkmalen das größte Gewicht verliehen wird, deren Verbreitung im System am engsten mit den natürlichen Gruppen verbunden zu sein scheint. Das war Darwins Ansatz; er kam zu dem Ergebnis: „Die Bedeutung geringfügiger Merkmale für die Klassifikation hängt hauptsächlich von ihren Beziehungen zu anderen mehr oder minder wichtigen Merkmalen ab“ (S.417).

In der Geschichte der Taxonomie waren sich nahezu alle erfahrenen Taxonomen stets dessen bewußt und haben häufig darauf aufmerksam gemacht, wie unterschiedlich der taxonomische Wert verschiedener Merkmale sein kann. Eine Klassifikation von Menschenaffen und Hominiden, die primär auf der Struktur der Großhirnrinde aufbaut, würde erheblich anders ausfallen als eine Klassifikation auf der Grundlage ihrer physiologischen Makromoleküle (Hämoglobin, etc.). Die jüngere Generation der numerischen Taxonomen weiß die auffallenden Unterschiede im Informationsgehalt verschiedener Merkmale zu schätzen und konzentriert sich jetzt darauf, Intuition und subjektive Bewertung durch objektive *a posteriori* Bewertungsverfahren (etwa auf der Grundlage von Korrelationsanalysen, etc.) zu ersetzen.

Die Phänetiker setzen die Gesamtheit der Ähnlichkeitswerte einzelner Merkmale in einen einzigen „phänetischen Abstand“ oder Gesamtähnlichkeitswert um. Wie Simpson (1964a) jedoch sehr richtig festgestellt hat, bedeutet „ein einziges Ähnlichkeitsmaß ... einen enormen Informationsverlust, hauptsächlich hinsichtlich der Merkmalsrichtung und des Ursprungs von Unterschieden“. Die Quantifizierung der Ähnlichkeit bei einem Vergleich von so hochgradig heterogenen Einheiten, wie es die Merkmalskomplexe verschiedener Taxa sind, ist in jedem Fall grundsätzlich anfechtbar. Aus diesem Grund ist die Phänetik auch als typologische Methode bezeichnet worden, und Simpson kam zu dem Schluß, die Phänetik habe „zu einem Rückschritt im taxonomischen Prinzip ... einem bewußten Wiederauflebenlassen von prä-evolutionären, dem 18. Jahrhundert zugehörigen Prinzipien“ geführt.

Man könnte über die begrifflichen Schwächen der Methode hinwegsehen, wenn es ihr gelungen wäre, praktische Resultate zu erzielen. Um jedoch die Nichterfassung der Mosaikrevolution und den „Lärm um nichts“ der aussageschwachen Merkmale wenig-

stens zum Teil zu kompensieren, müssen die Phänetiker eine sehr große Zahl von Merkmalen (vorzugsweise über hundert) programmieren. Zwar läßt sich in Gruppen, die morphologisch so komplex sind wie die Arthropoden (Insekten, Arachniden usw.), gewöhnlich eine solche große Zahl von Merkmalen finden, in den meisten Organismengruppen jedoch mangelt es ernsthaft an taxonomisch brauchbaren Merkmalen. Dies allein schließt die Anwendung einer Methode aus, die auf der ungewichteten Merkmalsanalyse beruht. Darüber hinaus ist das Verfahren selbst bei den Insekten sehr mühsam, und das Programmieren von hundert oder mehr Merkmalen bei einer großen Zahl von Taxa außerordentlich zeitraubend. Einer der Pioniere der Phänetik, C. D. Michener, kehrte aus diesem Grunde bei der Klassifikation einer großen Sammlung australischer Bienen (die zahlreiche neue Arten enthielt) zu den traditionellen Methoden zurück.

Heute, etwa fünfundzwanzig Jahre nachdem die phänetische Philosophie zum ersten Mal verkündet wurde, kann man es wagen, ein erstes vorläufiges Urteil über die Gültigkeit und Nützlichkeit ihrer Verfahren abzugeben. Es ist klar, daß jeder Klassifikation ein phänetischer Ansatz zugrundeliegt, nämlich der Versuch, Gruppen „ähnlicher“ Entitäten zusammenzufassen. Der Erfolg dieser Bemühung hängt von den Methoden und Grundsätzen ab, mit deren Hilfe die Ähnlichkeit bestimmt wird. Die numerische Phänetik hat in dieser Beziehung eindeutig versagt, da sie auf einem gleichmäßigen Gewichten bestanden und sich somit dafür entschieden hat, alle phyletische Information außer acht zu lassen.

Die der numerischen Phänetik zugrundeliegende Philosophie hat zwar versagt; doch das ist kein Grund, nicht die Brauchbarkeit vieler der von den Phänetikern entwickelten und angewandten numerischen und insbesondere multi-variablen Methoden anzuerkennen. Die von den numerischen Taxonomen in Pionierarbeit begründeten Verfahren sind heute in vielen Wissenschaftsgebieten und in anderen Bereichen, wo das Sortieren und Klassifizieren von Daten wichtig ist, weitverbreitet. Der größte Beitrag der numerischen Phänetik dürfte darin bestehen, die Verwendung solcher Methoden befürwortet und in die Taxonomie eingeführt zu haben. Nicht zu unterschätzen ist weiter, daß sie großen Nachdruck auf das in der Geschichte der Taxonomie von den besten Taxonomen unterstützte Prinzip legte, möglichst viele unterschiedliche und neue Informationen liefernde Merkmale und Merkmalssysteme heranzuziehen.

Am brauchbarsten sind die phänetischen Methoden beim Einordnen von Arten in große Gattungen und beim Einteilen von Gruppen mit noch rückständiger Klassifikation. Andererseits kenne ich keinen nennenswerten Beitrag der numerischen Phänetik zur Klassifikation einer reifen Gruppe oder zur Klassifikation auf der Ebene von Ordnungen, Klassen oder Stämmen.

Am meisten verspricht die numerische Phänetik vermutlich für die Weiterentwicklung von Gewichtungsverfahren. Diese gründen sich entweder auf die korrelierte Variation (Kovariation) von Merkmalen oder auf empirische Leitlinien. Die vermuteten Abkömmlinge eines gemeinsamen Vorfahren sind fast immer an der Gemeinsamkeit bestimmter Merkmale erkennbar, und es ist lediglich eine Sache des gesunden Menschenverstandes, einigen Merkmalen ein größeres Gewicht zuzubilligen als anderen. Jeder klassifikatorische Ansatz ohne Gewichtung von Merkmalen ist eindeutig ineffizient.

In ihrem Bemühen, „streng objektiv“ zu sein, verzichteten die phänetischen Schulen auf die Berücksichtigung jeglicher phyletischer Evidenz. Gerade darauf legt jedoch die Kladistik, eine entgegengesetzte Schule der Klassifikation, das größte Gewicht.

Die Kladistik

Der Vorschlag der unter dem Namen „Kladistik“ bekannten taxonomischen Schule geht auf dieselbe Überlegung zurück wie die Phänetik: Man wollte Subjektivität und Willkür aus der Klassifikation ausschalten, indem man eine wirklich automatische Methode entwickelte. Die erste umfassende Darstellung der Kladistik wurde 1950 von Willi Hennig in seiner *Theorie der phylogenetischen Systematik* veröffentlicht. Nach Hennigs Ansicht sollten Klassifikationen ausschließlich auf der Genealogie, d. h. auf dem Verzweigungsmuster des Stammbaums, aufgebaut werden. Phylogenese, so behauptet er, besteht in einer Abfolge von Dichotomien, deren jede das Aufspalten einer Elternart in zwei Schwester-(d. h. Tochter-)arten verkörpert: die Stammart, so nimmt er an, höre mit der Aufspaltung zu existieren auf. Den Schwestergruppen ist derselbe kategorische Rang zuzuweisen und die ancestrale Art zusammen mit all ihren Abkömmlingen in einem einzigen, holophyletischen Taxon zusammenzufassen.

Hennigs Arbeit ist in ziemlich schwierigem Deutsch geschrieben, einige Sätze sind schlechthin unverständlich. Sie bezieht sich an keiner Stelle auf die Schriften von Huxley, Mayr, Rensch, Simpson und andere Autoren, die Jahrzehnte früher zum Teil über genau das gleiche Gebiet geschrieben hatten. Neue Termini und Definitionen werden beiläufig eingeführt, doch gibt es keinen Index, mit dessen Hilfe man die betreffenden Seiten finden könnte. Kein Wunder: der Band blieb, einige wenige deutsche Autoren ausgenommen, in der Welt der Wissenschaft zunächst unbekannt. Erst 1965 und 1966, als englische Versionen von Hennigs Methodensystem veröffentlicht wurden, erlangte es größere Verbreitung und in den siebziger Jahren hatte sich ein wahrer Hennig-Kult entwickelt, obgleich sich einige seiner sogenannten Anhänger recht weit von seinen ursprünglichen Prinzipien entfernt haben.

Hennig hatte seine Methode als *phylogenetische Systematik* bezeichnet; sie beruht aber nur auf einer einzigen Komponente der Phylogenese, der Verzweigung von Entwicklungslinien, weshalb sie von anderen Autoren in Kladistik oder Kladismus umbenannt wurde; unter dieser Bezeichnung ist sie heute bekannt.

Der entscheidende Aspekt der Kladistik ist die sorgfältige Analyse aller Merkmale bei einem Vergleich verwandter Taxa und das Aufteilen dieser Merkmale in ancestrale (plesiomorphe) und einmalig abgeleitete (apomorphe) Merkmale. Die Verzweigungspunkte in der Phylogenese werden bestimmt durch das Rückwärtsverfolgen von einmalig abgeleiteten Merkmalsausprägungen (Synapomorphien), da man davon ausgeht, daß solche apomorphen Merkmale lediglich unter den Nachkommen des Vorfahren vorkommen, bei dem das Merkmal zuerst auftrat. Diese Methode soll die Rekonstruktion der Phylogenese ohne fossiles Beweismaterial gestatten, und diese Behauptung ist in der Tat in gewissem Umfang bestätigt worden.

Seit Darwin ist es stets das Ziel der evolutionären Taxonomie gewesen, ausschließlich monophyletische Taxa anzuerkennen, d. h. Taxa, die ausnahmslos aus Nachkommen eines gemeinsamen Vorfahren bestehen. Gruppen, von denen man annimmt, sie seien monophyletisch, werden fortwährend an immer neuen Merkmalen getestet, um festzustellen, ob das Postulat der Monophylie bestätigt wird oder nicht. Der Vorwurf, die Methode sei zirkulär, ist jedoch, wie Hull (1967) gezeigt hat, nicht gerechtfertigt. Anhand des sorgfältigen Vergleichs von Arten und Gattungen, die einem höheren Taxon angehören, und der Analyse aller Ähnlichkeiten, um zu bestimmen, ob sie wirklich homogen sind, war man 1950 in der Tat zu der Feststellung gelangt, daß die Mehrheit der

anerkannten Tiertaxa (bei Pflanzen traf dies weniger zu) monophyletisch sei. Willi Hennig war jedoch der erste Autor, der ausdrücklich den Grundsatz formulierte, Verzweigungspunkte in der Genealogie sollten ausschließlich auf synapomorphen Merkmalen aufbauen. Seiner Meinung nach beweist der gemeinsame Besitz von einmalig abgeleiteten Merkmalsausprägungen die Abstammung einer gegebenen Artengruppe von einem gemeinsamen Vorfahren.

Kladistische Analyse

Im Prinzip ist die Methode der kladistischen Analyse zur Abgrenzung monophyletischer Gruppen ein großartiges Verfahren. Es artikuliert objektive Kriterien für die Feststellung der gemeinsamen Abstammung. Es zwingt zu einer sorgfältigen Analyse aller Merkmale und führt ein neues Prinzip der Merkmalsbewertung ein, nämlich das des gemeinsamen Besitzes von synapomorphen Merkmalen. Gruppen mit denselben synapomorphen Merkmalsausprägungen sind Schwestergruppen. Dennoch ist eine Reihe von Einwänden gegen die kladistische Analyse erhoben worden.

Der erste Einwand betrifft die Terminologie. Hennig führte eine beträchtliche Zahl neuer Termini ein, von denen die meisten unnötig waren (obgleich die Ausdrücke „plesiomorph“ und „apomorph“ immer noch allgemein in Gebrauch sind). Ebenso verwirrend war Hennigs Versuch, fest etablierte Ausdrücke auf völlig andere Begriffe zu übertragen, beispielsweise beschränkte er den Ausdruck „Phylogenese“ auf die abzweigende Komponente der Phylogenese, definierte „Verwandtschaft“ strikt im Sinne der Nähe zum nächsten Verzweigungspunkt und – am gravierendsten – nahm dem Ausdruck „monophyletisch“ seine übliche Bedeutung als Bezeichnung eines Taxon, und übertrug es stattdessen auf den Abstammungsprozeß. Seit Haeckel war die Reihenfolge der einzelnen Schritte immer so gewesen, daß man ein Taxon zuerst auf der Grundlage phänetischer Betrachtungen abgrenzte, und dann testete, ob es monophyletisch war oder nicht. Die Kladisten fassen einfach alle vermuteten Nachkommen einer gegebenen Art in einem „monophyletischen“ Taxon zusammen, selbst wenn sie so verschieden sind wie Vögel und Krokodile.

Das zweite Problem ist die Schwierigkeit, die Synapomorphie zu bestimmen. Wenn zwei Taxa ein abgeleitetes Merkmal gemeinsam haben, so kann dies zwei verschiedene Ursachen haben. Entweder ist das Merkmal von dem nächsten gemeinsamen Vorfahren abgeleitet (echte oder homologe Synapomorphie) oder aber durch *Konvergenz* erworben worden (nicht homologe oder Pseudoapomorphie). Die Zuverlässigkeit der Feststellung, ob eine Gruppe monophyletisch ist, hängt in hohem Maße davon ab, mit welcher Sorgfalt man zwischen diesen beiden Klassen von Ähnlichkeiten unterscheidet. Die Häufigkeit, mit der nicht-homologe „Apomorphien“ auftreten, ist von vielen Kladisten unterschätzt worden. Wie häufig eine gegebene, sogar allem Anschein nach recht unwahrscheinliche, Adaptation unabhängig erworben werden kann, läßt sich ausgezeichnet an der Evolution des Auges verdeutlichen. Photorezeptoren sind im Tierreich mindestens vierzig Mal unabhängig voneinander entstanden, und in weiteren zwanzig Fällen läßt sich nicht mit Bestimmtheit sagen, ob die bei verwandten Taxa vorgefundenen Augen ancestrale oder konvergente Entwicklungen waren (Salvini-Plawen und Mayr, 1977). Dieser Fall und viele andere (siehe Gingerich, 1979) zeigen, wie schwierig es häufig ist, zwischen homologen und nichthomologen Synapomorphien zu unterschei-

den. Der unabhängig erfolgte Verlust eines Merkmals in getrennten Entwicklungslinien ist eine besonders häufige Form der Konvergenz.

Eine weitere enorme Schwierigkeit bei der Bestimmung der Synapomorphien ist das Feststellen der Richtung der evolutionären Veränderung, das heißt, die Entscheidung, welcher Zustand der Merkmalsausprägung ancestral und welcher abgeleitet ist. Zum Beispiel hängt die Einordnung blumenblattloser Gattungen und Familien der Angiospermen davon ab, ob man das Fehlen der Blütenblätter für einen primären (ancestralen) oder einen abgeleiteten Zustand hält; oder ein Fall aus dem Tierreich: man kann entweder die Manteltiere als die primitivste Form und die Lanzettfischchen (*Amphioxus*) und die Wirbeltiere als durch Neotenie (Reproduktion durch Larven) entstanden ansehen, oder aber man kann *Amphioxus* für den ancestralen Zustand halten und die Manteltiere (Ascidiaceae) für eine spezialisierte, sekundär sessile Seitenlinie. Die Tier- und Pflanzensysteme sind durchsetzt mit Fällen, bei denen die Anordnung höherer Taxa ganz und gar davon abhängt, in welcher Richtung man den Evolutionsverlauf annimmt. Fälle, in denen die Richtung der Evolution rückläufig geworden ist, sind besonders lästig, aber weitaus häufiger, als allgemein zugegeben wird.

Es gibt mehrere Methoden (darunter auch das Studium des Fossilienmaterials), entweder die eine oder die andere Polarität als wahrscheinlicher zu beweisen. Dennoch ist eine absolut eindeutige Bestimmung des ancestralen Zustandes heute oft nicht möglich.

Die Ergebnisse der kladistischen Analyse werden in einem verzweigten Diagramm festgehalten, dem *Kladogramm*. Es besteht aus einer Reihe von Zweiteilungen, die die aufeinanderfolgenden Verzweigungen der phyletischen Linien wiedergeben. Zwei Annahmen, die der Aufstellung von Kladogrammen zugrundegelegt werden, sind rein willkürlich; erstens, jede bestehende Art stirbt aus, sobald eine neue Art entsteht; zweitens, jede Verzweigung ist eine Zweiteilung. Seit man weiß, daß Speziation zum größten Teil in kleinen, isolierten Gründerpopulationen stattfindet, ist offensichtlich, daß eine Speziation dieser Art überhaupt keinen Einfluß auf die Genetik und Morphologie der Elternart haben kann; sie kann noch Millionen Jahre im wesentlichen unverändert weiterleben und in häufigen Abständen können aus ihr neue Tochterarten hervorgehen. Die Annahme einer strikten Dichotomie ist gleichfalls unrealistisch. Ein großes Taxon, das eine gleichartige Evolutionsstufe erreicht hat, kann gleichzeitig mehrere spezialisierte Tochterlinien hervorbringen, die zwar ihrer Entstehung nach Schwestergruppen sind, jedoch getrennte Wege gehen können und nicht mehr miteinander gemein haben als die Abstammung von demselben Elterntaxon. In einigen kürzlich aufgestellten Kladogrammen ist dies bereits berücksichtigt, und bestimmte Dichotomien sind durch Polytomien ersetzt worden (Ashlock, 1981). Aus all diesen Gründen hat Hull (1979) sehr richtig darauf hingewiesen: Die Behauptung vieler Kladisten, ihre Methode sei völlig objektiv und keineswegs willkürlich, wird von den Tatsachen nicht bestätigt. In Anbetracht der Kritik der Kladisten an den Schwächen konkurrierender taxonomischer Methodologien ist es wichtig, dies im Auge zu behalten.

Kladistische Klassifikation

Die mannigfachen Schwierigkeiten, mit denen die kladistische Analyse zu kämpfen hat, sind dieselben, die sich auch den traditionellen Taxonomen entgegenstellen; sie sind nicht der Hauptgrund für deren Ablehnung der Kladistik. Der Grund liegt vielmehr in

der Beziehung zwischen kladistischer Analyse und kladistischer Klassifikation. Für den Kladisten ist seine Aufgabe mit der kladistischen Analyse abgeschlossen. Die Klassifikation ergibt sich für ihn unmittelbar aus der Genealogie, wie er sie rekonstruiert hat und wie sie in dem Dendrogramm (Kladogramm) dargestellt ist. Die kladistische Klassifikation spiegelt die Verzweigungen akkurat wider und gestattet ein direktes Ablesen der Phylogenese einer Gruppe. Wenn man als einzige Information von einer Klassifikation die Abfolge der Verzweigungspunkte der Phylogenese erhalten will, dann ist eine kladistische Klassifikation das Richtige. Soll jedoch die Klassifikation mehr über die Geschichte einer Gruppe aussagen, so wird man eine Methode bevorzugen, die evolutive Divergenz und autapomorphe Merkmale nicht völlig außer acht läßt [6]. Der Kladist stimmt nicht mit Darwins Erkenntnis überein, daß Genealogie an sich noch keine Klassifikation ergibt. Er grenzt seine Taxa nicht anhand der Ähnlichkeit, sondern aufgrund des Prinzips der Holophylie ab, das heißt, er faßt alle Nachkommen eines gemeinsamen Stammvaters in einem einzigen Taxon zusammen. Daraus ergeben sich so inkongruente Kombinationen wie etwa ein gemeinsames Taxon für Krokodile und Vögel oder für Schimpansen und Mensch. Die Klassifikationen beruhen ausschließlich auf Synapomorphien, selbst in Fällen (wie der Evolution der Vögel aus den Reptilien), wo die Zahl der autapomorphen Merkmale bei weitem größer ist als die der Synapomorphien (bei den Vögeln und ihren nächsten Verwandten unter den Reptilien).

Mit anderen Worten: diese Methode setzt sich über die Tatsache hinweg, daß die Phylogenese zwei Komponenten besitzt, nämlich einmal das Aufspalten von Entwicklungslinien, und zum anderen die späteren evolutiven Veränderungen der abgespaltenen Linien. Diese letztere Komponente ist für die Klassifikation darum so wichtig, weil die Evolutionsgeschichte von Schwestergruppen oftmals auffallend verschieden ist. Von zwei verwandten Gruppen, die von dem nächsten gemeinsamen Vorfahren abstammen, unterscheidet sich die eine zuweilen kaum von der Vorfahrengruppe, während die anderen vielleicht eine neue adaptive Zone bezogen und sich zu einem radikal neuartigen Typ entwickelt hat. Solche Gruppen sind in der Terminologie der Kladisten „Schwestergruppen“, die Taxonomen stufen sie herkömmlicherweise in verschiedene kategorische Ebenen ein. Nichts macht den Unterschied zwischen kladistischer und traditioneller Taxonomie klarer als Hennigs Anweisung, Schwestergruppen müßten stets denselben Rang erhalten, gleichgültig, wie sehr sie sich seit ihrer Trennung voneinander fortentwickelt haben.

Für Hennig war die Kladistik „phylogenetische Klassifikation“ und sein Bemühen war, in seinen Klassifikationen die phylogenetische Evolution darzustellen (obgleich die Methodik für diesen Zweck ungeeignet war). Hierin unterschied er sich von einigen seiner Nachfolger, die sich entweder jedes Hinweises auf Evolution und Phylogenese enthalten, oder bewußt dagegen sind, die Evolution in einer Klassifikation zum Ausdruck kommen zu lassen. Für eine ausführliche Kritik der kladistischen Klassifikation muß ich auf die jüngere Literatur verweisen [7].

Ich möchte die Erörterung der kladistischen Methode nicht verlassen, ohne zu versuchen, ihr mit ein paar abschließenden Worten Gerechtigkeit widerfahren zu lassen. Der größte Vorteil der kladistischen Analyse liegt darin: sie ist eine leistungsfähige Methode zum Testen der „Natürlichkeit“ (d.h. der Monophylie) ursprünglich mittels phänetischer Methoden abgegrenzter Gruppen. Da Ähnlichkeit von Arten und Gattungen verschiedenartige Gründe haben kann, kann Monophylie nur anhand einer rigorosen Analyse der Homologie der Merkmale bestätigt werden, auf denen die Ähnlichkeit beruht.

Um beurteilen zu können, wie tiefgreifend der Einfluß von Hennigs Methoden gewesen ist, braucht man sich nur neuere taxonomische Revisionen anzusehen, insbesondere bei den Fischen und bestimmten Insektengruppen. Selbst viele Autoren, die – wie etwa Michener – den Anspruch ablehnen, das Kladogramm könne unmittelbar in eine Klassifikation umgesetzt werden, bemühen sich sorgfältig, das Prinzip der Synapomorphie bei der Abgrenzung von Taxa zu benutzen. Besonders erfolgreich hat sich die kladistische Analyse in Fällen erwiesen, wo zahlreiche Merkmale vorhanden sind, die bestehenden Klassifikationen aber noch ziemlich unausgereift waren. Anhand der neuen, aufgrund dieser Analyse erstellten Kladogramme erwiesen sich viele vorher anerkannte Taxa als polyphyletisch. Übersetzt man jedoch die detaillierte Analyse in eine genau entsprechende Klassifikation, wie Rosen (1973) dies zum Beispiel für die höheren Teleostei getan hat, so folgt daraus in unzähligen Fällen: neue Verwendungen bereits existierender Taxonnamen, eine Unmenge neuer Namen, sowie – noch verwirrender – die Einführung vieler neuer kategorischer Ebenen. Den Einwand, ein solches Vorgehen sei mit dem Ideal einer geeigneten Klassifikation unvereinbar, weist Bonde (1974, S. 567) mit der Bemerkung zurück, dies sei kein „gültiges Argument gegen Hennigs Theorie“. In bezug auf die kladistische Analyse ist es dies tatsächlich nicht, um so mehr aber in bezug auf die kladistische Klassifikation.

Das wichtigste Verdienst von Hennigs Methode besteht wohl darin, daß sie zur Klärung der Beziehung zwischen Phylogenese und Klassifikation beigetragen hat. Simpson, Mayr und andere Taxonomen waren bei der Erörterung des Verhältnisses zwischen Phylogenese und Klassifikation dem Problem aus dem Weg gegangen. Entmutigt durch die Schwierigkeiten bei der Rekonstruktion der Stammesgeschichte der Blütenpflanzen, stimmten die Blütenpflanzen-Taxonomen nicht mit den Schlüssen der Zoologen überein, daß die Taxa mit den Befunden der Phylogenese übereinstimmen und die höheren Taxa monophyletische Einheiten sein müßten (Mayr, 1942, S. 277–280). Davis und Heywood schreiben in ihrem Lehrbuch: „Die Klassifikation, so behaupten die Taxonomen, sollten auf der Phylogenese aufbauen oder sie widerspiegeln. Dieses Ziel ist unseres Erachtens in einer Gruppe mit außerordentlich ungenügenden Fossilienfunden unrealistisch. Ja, der gesamte Begriff der phylogenetischen Klassifikation ist unserer Überzeugung nach ein Fehler“ (1963). Diese Autoren übersahen, daß das Fossilienmaterial bei den meisten Tiergruppen ebenso unzureichend ist wie bei den Pflanzen, und daß in allen diesen Gruppen die Phylogenese aus Indizien gefolgert werden muß. Hennigs großes Verdienst ist es, eine Methode entwickelt zu haben, die sowohl derartige Folgerungen als auch deren wiederholtes Überprüfen gestattet.

Das Fehlen von Fossilien schließt die Aufstellung von Stammesgeschichten nicht aus. Soweit mir bekannt, war die gesamte allgemein anerkannte Phylogenese der Säugetierordnungen ursprünglich auf vergleichend anatomischer Forschung (aufgrund von Homologien) aufgebaut, und in keinem einzigen Fall wurde die zuvor aufgestellte Phylogenese durch spätere Fossilienfunde widerlegt.

Die scheinbar endlose Diskussion darüber, ob die Klassifikation Ausdruck der Phylogenese sei, ob sie auf der Phylogenese beruhe, ob sie mit der Phylogenese im Einklang stehe oder ob sie überhaupt nichts mit der Phylogenese zu tun haben sollte, nähert sich jetzt allmählich ihrem Abschluß. Es liegt auf der Hand, daß man sowohl bei der Klassifikation als auch bei der Phylogenese nach der hypothetisch-deduzierenden Methode vorgeht. Das bedeutet, daß man eine Reihe von Behauptungen testen muß: (1) daß die Angehörigen eines Taxons untereinander am nächsten „verwandt“ (d.h. einander am

ähnlichsten) sind; (2) daß alle Angehörigen eines Taxon die Nachkommen des nächsten gemeinsamen Vorfahren sind (Monophylie im engeren Sinne); (3) daß die Linnaeische Hierarchie der Taxa mit der Stammesgeschichte im Einklang steht.

Jede dieser Thesen läßt sich auf mehrerlei Weise überprüfen, sie gehen alle letzten Endes auf eine Homologieanalyse zurück. Beim Untersuchen der Homologie ist es am wichtigsten, „daß man unterscheidet zwischen der Definition einerseits und andererseits dem Beweismaterial, das vorhanden ist und dazu benutzt wird, um festzustellen, ob die Definition als anwendbar gelten kann“ (Simpson, 1975, S. 17; ebenso 1961 a, S. 68–70). Seit dem Jahre 1859 gibt es nur eine einzige Definition von homolog, die biologisch gesehen Sinn ergibt: „Ein Wesenszug [Merkmal, Struktur und so weiter] ist bei zwei oder mehr Taxa homolog, wenn er sich bis zu demselben [einem entsprechenden] Merkmal des vermuteten gemeinsamen Vorfahren dieser Taxa zurückverfolgen [und von ihm ableiten] läßt.“

Zahlreiche Autoren haben dazu beigetragen, Kriterien zu finden, anhand derer man entscheiden kann, ob die Definition in einem speziellen Fall zutrifft oder nicht. Für morphologische Merkmale ist die beste Kriterienliste die von Remane (1952). Einige der von ihm genannten Kriterien (etwa die Lage im Verhältnis zu anderen Strukturen) sind auf verhaltensmäßige oder biochemische Homologien nicht anwendbar; de facto mag es erforderlich sein, für jeden Merkmalstyp jeweils eine andere Reihe von Kriterien als Beweis für Homologie zu entwickeln. Daher war es unangebracht und nicht sehr glücklich, daß Remane die als *Beweis* für Homologie dienenden Kriterien zur *Definition* von Homologie erhob.

Die traditionelle oder evolutionäre Methodik

Sowohl Phänetik als auch Kladistik haben zahlreiche Anhänger gefunden. Nichtsdestoweniger ist die Mehrheit der Taxonomen, obgleich sie vielleicht den einen oder anderen methodischen Fortschritt von den zwei neuen Schulen übernimmt, bei der traditionellen Klassifikationsmethode geblieben. Sie besteht in dem Versuch, in der Klassifikation nicht nur zum Ausdruck zu bringen, wie sich die phyletischen Linien verzweigt haben, sondern auch, wie sich die einzelnen Linien anschließend voneinander fortentwickelt haben. Dies kann man erreichen, indem man bei der Einstufung der Taxa angibt, ob sie sich durch Eindringen in eine neue Nische oder adaptive Zone im Vergleich zu ihren Schwestergruppen radikal verändert haben. Das Ergebnis ist die Umsetzung des Kladogramms in ein Phylogramm (Mayr, 1969). Man bezeichnet diese Schule gelegentlich als evolutionäre Taxonomie, denn in ihrer Philosophie folgt sie Darwin fast wortgetreu. Gelegentlich bezeichnet man sie auch als eklektische Taxonomie, weil sie in ihrer Methodik neu entwickelte Verfahren mitverwendet, etwa bestimmte numerische Methoden der Phänetik und die von den Ahnen abgeleitete Merkmalsteilung aus der Kladistik. Methoden und Prinzipien der evolutionären Taxonomie sind in den Lehrbüchern von Simpson (1961) und Mayr (1969) und in Aufsätzen von Bock, Ghiselin, Michener und Ashlock gut beschrieben [8].

Der Hauptunterschied zwischen der Kladistik und der traditionellen Methode besteht darin, daß letztere den autapomorphen Merkmalen beträchtliches Gewicht beimißt. Autapomorphe Merkmale sind abgeleitete Merkmale, die nur von einer, nicht aber von der anderen Schwestergruppe erworben wurden. Da die Zahl von Merkmalen, die

die Vögel seit ihrer Abspaltung von dem Zweig der Archosaurier erworben haben, viele Male größer ist als die Zahl der Merkmale, in denen sich die Archosaurier von den anderen Reptilien unterscheiden, werden Vögel als getrennte Wirbeltierklasse anerkannt und nicht mit den Krokodilen (den einzigen überlebenden Archosauriern) in derselben Klasse oder Ordnung zusammengefaßt. Gleichermäßen werden die Flöhe, obgleich sie eindeutig von einer besonderen Unterabteilung der Diptera abstammen, als eine getrennte Ordnung oder Unterordnung der Insekten anerkannt; und die Läuse (Anoplura) werden als getrenntes höheres Taxon anerkannt, auch wenn sie deutlich von einer Mallophagen-Gruppe abgeleitet sind, die ihrerseits wieder von einer Gruppe von Psocoptera abstammt. In diesen und allen anderen Fällen, wo eine Seitenlinie („Ex-Gruppe“) sich durch spezielle Anpassungen drastisch verändert und dadurch zahlreiche autapomorphe Merkmale erworben hat, führt eine rein kladistische Behandlung zu einem irreführenden Verwandtschaftsbild im herkömmlichen Sinne dieses Wortes (Kim und Ludwig, 1978). Bei der evolutionären Methode beruht das Einstufen eines Taxon somit auf dem relativen Gewicht der Autapomorphien im Vergleich zu den Synapomorphien der Schwestergruppen.

Wie Rensch, Huxley und andere hervorgehoben haben, führt die anagenetische Komponente der Evolution häufig zur Entwicklung ausgesprochener „Grade“ oder Ebenen evolutiver Veränderung, die in der Klassifikation zum Ausdruck kommen müssen. Der Einwand der Kladisten, dadurch würde Subjektivität in die Klassifikation eingeführt, ist von den Vertretern der evolutionären Taxonomie mit zwei Argumenten zurückgewiesen worden: Erstens, die kladistische Methode enthält in der Entscheidung über die Richtung des evolutiven Wandels, wegen der Mosaikrevolution und in den Entscheidungen über evolutive Parallelentwicklungen ebenfalls viel Subjektivität (Hull, 1979). Und zweitens, in den meisten Fällen läßt sich ohne allzu große Schwierigkeiten ausrechnen, wie ungefähr das Verhältnis von autapomorphen zu synapomorphen Merkmalen bei zwei Schwestergruppen aussehen wird. Immer wenn eine „clade“ (eine phyletische Linie) eine neue adaptive Zone bezogen hat, hat das eine drastische Reorganisation zur Folge; dann muß man der Veränderung ein größeres taxonomisches Gewicht verleihen als der Nähe der gemeinsamen Ahnen. Die besondere Bedeutung der Autapomorphien ist, daß sie die Besetzung neuer Nischen und neuer adaptiver Zonen widerspiegeln, die oft von weitaus größerer biologischer Bedeutung sind als die kladistischen Synapomorphien.

Begriff und Ausdruck *grade* haben eine lange Geschichte. Ray Lankester (1909) sprach von Protozoen und Metazoen als von aufeinanderfolgenden *grades* und teilte, nachdem er die Schwämme abgetrennt und mit dem Namen Parazoa bezeichnet hatte, die verbleibenden Metazoa in zwei weitere Entwicklungsstufen ein, die Enterocoela (Coelenterata) und die Coelomata. Bather (1927) machte ausgedehnten Gebrauch von dem Begriff *grade* und versuchte zu zeigen, wie bestimmte phyletische Linien in aufeinanderfolgenden geologischen Zeitaltern mehrere ‚grades‘ durchliefen. In jüngerer Zeit zeigte Huxley (1958), wie nützlich der Begriff *grade* zur Illustration evolutionärer Entwicklungen und als Grundlage für das Einstufen von Taxa ist. Rensch und Simpson haben ebenfalls auf die Existenz derartiger evolutionärer Plateaus aufmerksam gemacht, auf denen eine beträchtliche Menge an Speziation (Cladogenesis) stattfinden kann, ohne daß eine signifikante Anagenesis erfolgt.

Der Kladist ignoriert die Existenz von ‚grades‘, denn dies würde die Anerkennung „paraphyletischer“ Taxa bedeuten. In der Terminologie der Kladisten ist eine monophy-

letische Gruppe „paraphyletisch“, wenn sie nicht „holophyletisch“ ist, d.h. nicht alle Nachfahren des gemeinsamen Stammvaters enthält. Die herkömmliche Klasse der Reptilien etwa ist eine paraphyletische Gruppe, da sie weder die Vögel noch die Säugetiere (Aves und Mammalia) einschließt – zwei Gruppen, die abgetrennt wurden, da sie ein von den verbleibenden Reptilia verschiedenes Evolutionsniveau (*grade level*) erreicht hatten. Die Anerkennung paraphyletischer Gruppen hat einerseits zur Folge, daß man eine Klassifikation nicht mehr automatisch in ein Verzweigungsmuster übersetzen kann, andererseits lassen sich dadurch aber Abweichungsgrade ausdrücken, was das Kladogramm nicht kann.

Neue taxonomische Merkmale

Alle drei Klassifikationsmethoden – numerische Phänetik, Kladistik und evolutionäre Taxonomie – beruhen auf der Analyse und Bewertung taxonomischer Merkmale. Konflikte zwischen konkurrierenden Klassifikationen können oft nicht gelöst werden: In der Regel liegt das daran, daß zu wenig informative Merkmale vorhanden sind. Daher ist die häufigste Beschwerde eines Taxonomen nicht überraschend: die Tier- und Pflanzengruppe, an der er arbeitet, verfüge nicht über genügend Merkmale, die eine unzweideutige Entscheidung über Verwandtschaft erlaubten. Insbesondere zwei Erscheinungen tragen zu dieser Schwierigkeit bei: Einmal die wohlbekannte Tatsache, daß der Phänotypus bei gewissen Gruppen oder Organismen bemerkenswert „standardisiert“ ist, etwa bei den Hunderten von *Rana*-Arten oder den Tausenden von *Drosophila*-Arten, und somit nur wenige morphologische Hinweise auf die Verwandtschaft bietet. Zum anderen betrifft jede Abweichung von diesem Standardtypus gewöhnlich nur einen einzigen funktionalen Komplex, der mit irgendeiner speziellen ad hoc-Anpassung korreliert ist. Die Umstellung auf eine neue Nahrungsquelle oder die Übernahme eines neuen Komplexes von Brautwerbesignalen kann zu einer auffallenden morphologischen Umkonstruktion führen, die sich in eine beträchtliche Zahl einzelner Merkmale aufteilen läßt. Diese als einzelne, separate Merkmale zu zählen, wäre jedoch irreführend, da sie phylogenetisch gesehen lediglich Ausdruck einer einzigen Funktionsverschiebung sind. Schon Darwin warnte davor, sich allzu sehr auf ad hoc-Spezialisierungen zu verlassen (*Origin*, S. 414).

Noch häufiger stößt der Taxonom auf eine andere Schwierigkeit: die Ergebnisse, zu denen er aufgrund verschiedener Strukturen gelangt, stehen miteinander in Konflikt. Das Studium der Extremitäten etwa ergibt vielleicht, daß Taxon *b* am eindeutigsten mit Taxon *a* verwandt ist, während nach den Merkmalen des Verdauungstrakts zu schließen, Taxon *b* der nächste Verwandte von Taxon *c* ist. In einem solchen Fall ergibt die Bewertung zusätzlicher Merkmale der Extremitäten oder des Verdauungstraktes selten eine zufriedenstellende Lösung.

In jedem höheren Taxon findet man zahlreiche Fälle dieser Art; die Taxonomen haben daher in den letzten Jahrzehnten viel Aufmerksamkeit auf die Suche nach neuen taxonomischen Merkmalen verwandt. Obgleich eine sorgfältige morphologische Analyse fortwährend neue Merkmale enthüllt, spielen nichtmorphologische Merkmale eine immer wichtigere Rolle bei der Aufstellung von Klassifikationen. Dazu gehören Komponenten des Verhaltens, der Lebensgeschichte und des Jahreszyklus (vergleiche die „lebend gebärenden“ und die „Eier legenden“ Tiere des Aristoteles), Physiologie, Ökologie

(z. B. Nischenbenutzung), Parasiten und jedes andere vorstellbare Attribut eines Organismus. Viele dieser Merkmale sind vor allem für die Unterscheidung von Arten brauchbar, einige jedoch weisen auf die Verwandtschaft von Artengruppen hin.

Schon Darwin wies auf die Bedeutung der geographischen Verbreitung hin. Die Wahrscheinlichkeit, daß eine abweichende australische Gattung mit einer einheimischen australischen Familie verwandt ist, ist weitaus größer als die, daß ihre nächsten Verwandten in Afrika oder Südamerika leben. Dieses Prinzip der Suche nach dem nächsten Verwandten in einer geographisch leicht zugänglichen Gegend verliert seine Gültigkeit im Fall einiger Relikte und Gruppen mit ungewöhnlich großen Verbreitungsmöglichkeiten, tatsächlich aber funktioniert es in bemerkenswert vielen Fällen, wie Simpson für Tiere und Thorne für Pflanzen nachgewiesen hat. Eine Mischung aus kladistischer und biogeographischer Analyse ist manchmal besonders aufschlußreich, wie Hennig und seine Nachfolger gezeigt haben.

Was noch vor wenigen Jahrzehnten das jüngste Neuland der Taxonomie war, das Studium biochemischer Merkmale, ist nunmehr zu einem ihrer aktivsten und nützlichsten Zweige geworden [9]. Es begann kurz nach 1900 mit immunologischen Untersuchungen (Nuttall, 1904). Immunologische Methoden sind heute immer noch in Gebrauch (Leone, 1964), aber seither ist eine lange Reihe neuer Methoden entwickelt worden. Man untersucht Verteilung, Variation und Evolution von Molekülen. Relativ kleine Moleküle, wie Alkaloide und Saponine in Pflanzen, haben häufig eine relativ begrenzte taxonomische Verteilung und können daher ein Hinweis auf Verwandtschaft sein (Hegnauer, 1962; Hawkes, 1968). Die Evolution größerer Moleküle kann man mit mehreren Methoden erforschen, insbesondere durch das Studium von Veränderungen in der Aminosäuresequenz. Solche Unterschiede lassen sich oft quantifizieren und zur Konstruktion von Dendrogrammen des phänetischen Abstandes benutzen. Das Studium einzelner Makromoleküle, wie des Hämoglobins, Lysozyms oder des Zytocrom-c, ist jedoch zeit- und apparaturaufwendig, so daß die Einführung von Automationsmethoden eine Voraussetzung für seine Verwendung in größerem Umfang ist. Biochemische Methoden sind da sehr nützlich, wo morphologische Methoden versagen oder keine eindeutigen Resultate gebracht haben. Dabei hat sich die Analyse von Allelen von Enzymgenen (Isozymen) mittels Elektrophorese als besonders produktiv erwiesen (Ayala, 1976). Mit dieser Methode sind zahlreiche Zwillingsarten (sibling species) entdeckt worden; es hat sich zudem erwiesen, daß die Zahl der Unterschiede zwischen zwei Arten locker mit der Zeit korreliert ist, seit der sich die zu beiden Arten führenden Entwicklungslinien getrennt haben. Die Analyse mittels Elektrophorese ist daher, solange sie sich auf eine ausreichend große Zahl von Genloci gründet, für die unvoreingenommene Überprüfung der Befunde der morphologischen Analyse äußerst wertvoll. Das Verfahren der DNA-Hybridation dringt unmittelbar bis zum Genotyp vor. Bei dieser Methode wird die Kompatibilität eines großen Teils der Genome zweier Arten gemessen, und der Grad der Übereinstimmung ist ein recht direkter Hinweis auf die Verwandtschaft in Fällen, bei denen gewisse technische Schwierigkeiten überwunden worden sind. Einzelne molekulare Merkmale sind natürlich ebenso anfällig für Konvergenz wie morphologische Merkmale, so daß es ebenso riskant ist, molekulare Klassifikationen auf der Grundlage eines einzelnen molekularen Merkmals aufzubauen, wie solche, die auf einzelnen morphologischen Merkmalen beruhen.

Zum Auffinden der Verbindungspunkte der höheren Taxa, etwa der Vogelordnungen oder der Wirbellosenstämme, untereinander sind molekulare Methoden bitter nötig.

Hier hat die morphologische Analyse bisher versagt, da es sich als unmöglich erwiesen hat, eine ausreichende Zahl eindeutig homologer Merkmale zu finden und da die Richtung der evolutiven Trends häufig ungewiß ist.

Die Resultate der morphologischen und der molekularen Analyse sind nicht immer kongruent, wie ein Vergleich zwischen Mensch und Schimpanse zeigt. Einige Autoren haben daher darauf hingewiesen, daß möglicherweise zwei Klassifikationen nötig seien, eine auf morphologischen, die andere auf molekularen Merkmalen aufbauend. Ein solcher Vorschlag dürfte aus einer Reihe von Gründen unklug sein: nicht nur besteht die Wahrscheinlichkeit, daß verschiedene molekulare Merkmale eventuell auch verschiedene molekulare Klassifikationen ergeben, der Vorschlag impliziert auch mehrere Stammesgeschichten, was natürlich eindeutig falsch ist. Klassifikation ist nicht eine Klassifikation einzelner Merkmale, sondern berücksichtigt den ganzen Organismus. Es wird Aufgabe zukünftiger Synthesen sein, auf der Grundlage morphologischer, verhaltensmäßiger und verschiedener Typen von molekularen Merkmalen gewonnene Erkenntnisse zu einer einzigen optimalen Klassifikation zusammenzufassen.

Die Erkenntnistheorie der Klassifikation

Die Philosophen haben seit altersher beträchtliches Interesse an den Prinzipien der Klassifikation. In der Tat war die Klassifikation (wenn auch nicht die Klassifikation von Organismen als solche) eins der Hauptanliegen von Aristoteles (siehe Kapitel 4). Das Ersetzen der Abwärtsklassifikation (logische Zweiteilung) durch das Zusammenfassen zu Gruppen (Aufwärtsklassifikation) in der Zeit nach Linnaeus bedeutete einen wichtigen Fortschritt in der Philosophie. Auch die Philosophen des 19. Jahrhunderts waren noch stark an der Klassifikation interessiert, etwa Mill, Jevons und die Thomisten. Doch irgendwie versäumten sie es, die notwendigen Schlüsse hinsichtlich der biologischen Klassifikation zu ziehen, die durch die Darwinsche Revolution möglich geworden waren. Nahezu einstimmig unterstützten sie auch weiterhin den Essentialismus und eine Reihe anderer Vorstellungen, die durch den Evolutionsgedanken überholt waren. Zum Beispiel neigten sie dazu, Identifikation und Klassifikation zu verwechseln, und bezeichneten das Klassifizieren als einen Prozeß, der es mit einzelnen Exemplaren zu tun hat, während sich die Klassifikation doch tatsächlich mit Populationen (Arten) befaßt, und die individuellen Organismen lediglich den Arten zugeordnet (das heißt, identifiziert) werden. Sogar heute noch scheinen einige Philosophen (Hempel, 1965) der Ansicht zu sein, „daß Klassifikation darin besteht, große Klassen in Untergruppen aufzuteilen“ (Abwärtsklassifikation), obwohl evolutionäre Klassifikation vielmehr das Zusammenstellen verwandter Taxa zu höheren Taxa bedeutet.

Ein ernstes Manko im Ansatz der meisten Philosophen ist die Annahme, „die Klassifikation von Tieren und Pflanzen . . . ist vom Wesen her grundsätzlich der Klassifikation unbelebter Gegenstände ähnlich“ (Gilmour, 1940, S.465). Die phänetische Methodik baut auf der gleichen unzutreffenden Annahme auf. Künstliche oder willkürliche Klassifikationen sind gerechtfertigt für Gegenstände, die strikt auf der Grundlage einer Qualität oder eines Merkmals klassifiziert werden, wie Bücher in einer Bibliothek. Solch ein Verfahren ist jedoch nicht zulässig bei der Klassifikation von Objekten, über die es erklärende Theorien gibt (Mayr, 1981 b). Das trifft zum Beispiel auf kausale Klassifikationen von Krankheiten ebenso zu wie auf die Klassifikation von Organismen auf der Grundla-

ge der Theorie, daß die Verwandtschaft von Organismen durch gemeinsame Abstammung bedingt ist. In der Tat ist es unmöglich, sinnvolle Klassifikationen für Gegenstände aufzustellen, die das Ergebnis einer Entwicklungsgeschichte sind, ohne die historischen Vorgänge, die für ihre Entstehung verantwortlich waren, entsprechend zu berücksichtigen. Wenn man Sterne, geologische Phänomene, Erscheinungen menschlicher Kultur oder die biologische Mannigfaltigkeit entsprechend Gilmours Empfehlung klassifiziert, so gelangt man zu Ähnlichkeitsklassen, die in den meisten Fällen die tatsächliche Verwandtschaft der Gegenstände nur unvollständig zum Ausdruck bringen. Infolgedessen sind sich die evolutionären Taxonomen bereits seit Darwin darin einig, daß natürliche Taxa monophyletisch (in der klassischen Bedeutung dieses Wortes) sind, sich also aus den Nachkommen eines gemeinsamen Vorfahren zusammensetzen müssen. Diese theoretische Grundlage jeglicher biologischer Klassifikation ist eine mächtige Einschränkung und widerlegt die Behauptung, daß Klassifikationstheorien in gleicher Weise auf unbelebte Gegenstände und Organismen anwendbar seien. Einige Vertreter der jüngeren Philosophengeneration (etwa Beckner, Hull) wissen um diese Entwicklungen und sind dabei, gemeinsam mit denen unter den Biologen, die am meisten über die Beziehung von Evolutionstheorie und Klassifikation nachgedacht haben (wie Simpson, Mayr und Bock), eine Philosophie der biologischen Klassifikation zu entwickeln [10].

Erleichterung der Informationswiedergewinnung

Die Schlüsse, zu denen die evolutionäre Taxonomie hinsichtlich der Verwandtschaft gelangt, werden in einem Phylogramm dargestellt, wobei gleiches Gewicht auf die exakte Lage der Verzweigungspunkte und auf den Grad der Abweichung (d.h. die Zahl der Autapomorphien) jeder Stammeslinie gelegt wird. Die Evolutionisten benutzen das Phylogramm als Grundlage für ihre Verallgemeinerungen.

Doch eine Klassifikation hat noch eine zweite Funktion: die eines Schlüssels für die in dem System gespeicherte Information. Damit die Klassifikation als maximal nützliches Instrument zum Abrufen von Informationen dient, muß bei der Übersetzung des Phylogramms in eine Klassifikation eine Reihe von Aspekten der Klassifikation berücksichtigt werden, die man mit den Ausdrücken „Rang“, „Größe der Taxa“, „Symmetrie“ und „Sequenz“ bezeichnet. Bei der Entscheidung über jeden dieser Aspekte kommt eine gewisse Willkür mit ins Spiel, und vermutlich werden sie daher immer umstritten bleiben.

Rangordnung

Der Rang in der Linnaeischen Hierarchie ist durch die Kategorie gekennzeichnet, in die man ein Taxon einstuft. Die Festlegung des Ranges ist eine der schwierigsten und willkürlichsten Entscheidungen bei der Klassifikation. Für den Kladisten ist der Rang automatisch durch den am nächsten gelegenen Abzweigungspunkt des phylogenetischen Baumes gegeben, da Schwestertaxa den gleichen Rang haben müssen. Der evolutionäre Taxonom dagegen muß entscheiden, bei welcher Anzahl und welchem Gewicht der autapomorphen Merkmale ein rangmäßiger Unterschied zwischen zwei Schwestergruppen gerechtfertigt ist; eine solche Entscheidung wird besonders schwierig, wenn die Befunde

aufgrund verschiedener Arten von Merkmalen widersprüchlich sind. Ein mit Molekularmerkmalen arbeitender Taxonom zum Beispiel könnte aufgrund der Ähnlichkeit ihrer Makromoleküle vielleicht *Pan* (Schimpanse) und *Homo* in dieselbe Familie einreihen, wohingegen Julian Huxley vorschlug, den Menschen wegen seiner einzigartigen Merkmale seines Zentralnervensystems und seiner Fähigkeiten in den Rang eines eigenen Reiches (Psychozoa) zu erheben. Es gibt keine feststehenden Regeln dafür, wie derartige Konflikte zu lösen sind, außer, man solle eine allgemeine Ausgewogenheit im System anstreben und einen Maßstab der Ranganordnung benutzen, der die brauchbarsten Verallgemeinerungen gestattet.

Größe

Noch weniger Übereinstimmung herrscht unter den Taxonomen über die optimale Größe, die ein Taxon haben sollte. Einige Autoren sind der Ansicht, schon relativ geringfügige Unterschiede rechtfertigten die Anerkennung neuer Gattungen, Familien und höherer Taxa. Sie werden im taxonomischen Jargon als „splitters“ bezeichnet. Die Mehrheit der Taxonomen zieht relativ große, umfassende Taxa vor, da sie besser die Verwandtschaft zum Ausdruck bringen und das Gedächtnis weniger belasten. Diese nennt man „lumpers“. Der Konflikt zwischen „lumpers“ und „splitters“ besteht seit den Tagen von Linnaeus, der selbst ein „lumper“ war. Er schaffte es, mit der organischen Vielfalt fertigzuwerden, indem er in seiner Kategorienhierarchie außer dem Reich lediglich vier Stufen unterschied (Art, Gattung, Ordnung und Stamm). Heutzutage erkennen selbst relativ konservative Taxonomen 21 Kategorienebenen an (Simpson, 1945). Linnaeus kannte lediglich 312 Gattungen für alle Tiere, der moderne Zoologe kennt mehr als 100 000, 2045 allein für Vögel. Als Faustregel kann man sagen, daß es in der Geschichte der meisten taxonomischen Gruppen eine Phase gibt, in der sie bei eifriger Erforschung stark aufgespalten werden, und daß sich eine Phase mit entgegengesetzter Tendenz anschließt, wenn die Kenntnis der Gruppe eine größere Reife erreicht. Allgemein ist man sich darüber einig, daß die Funktion einer Klassifikation, als Index für ein Informationsabrufsystem zu dienen, der Größe der Taxa und der Zahl der Hierarchiestufen Grenzen setzt.

Die Phänetiker sind in letzter Zeit die einzigen Taxonomen, die ernsthafte Anstrengungen gemacht haben, etwas Einheitlichkeit in die rangmäßige Anordnung von Taxa zu bringen und Willkür soweit wie möglich auszuschließen. Sie bedienten sich verschiedener Abstandsmaße, die entweder auf morphologischen Merkmalen (Sokal und Sneath, 1973) oder auf dem genetischen Abstand (Nei, 1975) beruhen, und schlugen absolute Unterschiedsgrade vor, aufgrund derer sich eine Artgruppe für eine generische Abtrennung qualifiziert oder nicht. Wenn das Abstandsmaß auf einer genügend breiten Basis beruht (etwa Zusammenpassen der DNA oder der Isozyme von mindestens dreißig oder vierzig, besser noch von weit mehr Genloci), so spiegelt es die evolutive Abweichung der verschiedenen Artengruppen recht gut wider. Es liegen Anzeichen dafür vor, daß die Maßstäbe für die Anerkennung von Gattungen auf der Grundlage des Grades an molekularer Unterschiedlichkeit in den verschiedenen höheren Taxa verschieden sein sollten, wenn die Grade der morphologischen Divergenz in starkem Konflikt mit der molekularen Divergenz stehen. Morphologisch außerordentlich ähnliche Frosch- und Krötenarten können bemerkenswerte molekulare Unterschiede zeigen, wohingegen

in Gruppen wie Vögeln und Säugetieren eine ausgeprägte Divergenz in der Morphologie und im Farbmuster wahrscheinlich kein Anzeichen für größere molekulare Abweichungen ist. Würde man einen einheitlichen molekularen Maßstab anlegen, so würden viele seit langem anerkannte Gattungen warmblütiger Wirbeltiere in die Synonymie gestellt werden müssen, während bei den Anura und Gastropoden neue Gattungen für morphologisch sehr ähnliche Artgruppen eingeführt werden müßten. Angesichts der Hauptfunktion der Klassifikationen ist es zweifelhaft, ob dies wünschenswert wäre.

Symmetrie

Für das Problem der Symmetrie muß man eher die Evolution verantwortlich machen als die Taxonomen. Es gäbe eine ideale Symmetrie, wenn alle Taxa auf jeder kategorischen Ebene von gleicher Größe wären. Für die Quinarianer war die ideale Zahl fünf. Als die Idee, alle Taxa sollten ungefähr die gleiche Zahl von Arten umfassen, zum ersten Mal aufkam, waren die Vorstellungen der Naturforscher noch von der Naturtheologie beherrscht. Das Problem wurde zum ersten Mal von A. von Humboldt abgehandelt, später von von Buch und im Jahre 1835 von einem anonymen Entomologen (*Ent. Mag.* 2, S. 44–54, 280–286), dessen Aufsatz Darwins Aufmerksamkeit erregte. Daß es Taxa von außerordentlich ungleicher Größe gab, schien allzu launisch, als daß man annehmen könnte, der Schöpfer habe es so beabsichtigt. Es gibt Tierordnungen, die nur eine einzige Art enthalten, und zahlreiche Gattungen, insbesondere unter den Insekten, mit mehr als 1000 Arten. Heute besteht kein Zweifel mehr daran, daß sowohl die Speziationsraten als auch die Überlebensraten in verschiedenen Bereichen des natürlichen Systems außerordentlich ungleich sind.

Sequenz

Wohl das störrischste Problem bei der Klassifikation ist die Umsetzung des Stammbaums in eine lineare Sequenz. Solange man annahm, es gäbe nur eine einzige Stufenleiter der Vervollkommnung, war die Aufgabe im Prinzip einfach. Wie Lamarck feststellte, beginnt man mit den am wenigsten perfekten Organismen und hört mit den vollkommensten auf. Als Cuvier die *scala naturae* widerlegt hatte, fand er in der abgestuften Rangfolge von Merkmalen ein neues Kriterium für die Reihenfolge. Er verwarf jede Kontinuität zwischen den vier von ihm anerkannten Tierstämmen, doch schrieb ihre Einstufung entsprechend der Entwicklung des Zentralnervensystems eindeutig eine Reihenfolge vor. Der Grundgedanke der Stufenleiter der Vollkommenheit blieb somit immer noch bestehen. Als sich die Evolutionstheorie durchsetzte, hatte sie ungewöhnlich wenig Einfluß auf die Theorie der taxonomischen Sequenz. Die Sprache der *scala naturae* wurde lediglich mit einem evolutionären Anstrich versehen. Aus den „vollkommenen“ Organismen wurden „höher entwickelte“ oder einfach „höhere“ Organismen. Nahezu alle Tier- und Pflanzenklassifikationen beruhen, ausgesprochen oder nicht, auf dem Prinzip, daß die primitiveren oder niedrigeren Organismen an den Anfang gestellt werden und dann die höheren kommen. Als die Zeit dafür reif war, begann man sich jedoch zu fragen, was das Wort „höher“ bedeutete. Warum sollten Fische über den Honigbienen eingestuft werden? Warum sollten Säugetiere höher stehen als Vögel? Ist ein Parasit höher oder niedriger als die freilebende Form, von der er abgeleitet ist?

Mit wachsender Einsicht in die Tier- und Pflanzenverwandtschaften wurde immer deutlicher, daß keine Stufenleiter der Vollkommenheit, ja nicht einmal ein einfacher Stammbaum, die organische Vielfalt korrekt beschreibt. Vielmehr ist es bei den meisten Organismengruppen am besten, sie als hochgradig komplexe „phylogenetische Büsche“ zu veranschaulichen, mit zahlreichen gleichwertigen Zweigen, von denen jeder mit sehr einfachen, primitiven Vorfahren beginnt und mit komplexen und spezialisierten Abkömmlingen endet. Die Tatsache der adaptiven Radiation macht die Aufstellung einer wirklich logischen Theorie der taxonomischen Reihenfolge unmöglich. In großen Teilen des natürlichen Systems ist es unmöglich zu zeigen, daß eine spezielle taxonomische Abfolge anderen Alternativen überlegen ist. Infolgedessen macht sich zunehmend die Tendenz bemerkbar, rein praktische und für die Wiedergewinnung der Information brauchbare Kriterien zugrunde zu legen (Mayr, 1969) [11]. Das wichtigste Prinzip besteht darin, jede von breiten Kreisen akzeptierte Sequenz beizubehalten, solange nicht eindeutig nachgewiesen worden ist, daß sie nicht verwandte Taxa enthält. Wie die ständigen Kontroversen in der taxonomischen Literatur hinsichtlich der „besten“ Reihenfolge der Blütenpflanzenordnungen oder der Singvögelfamilien zeigen, reichen sogar diese minimalen Einschränkungen nicht aus, Stabilität zu gewährleisten; und doch ist eine lineare Reihenfolge eine praktische Notwendigkeit. Das Material in den Sammlungen ist in linearer Reihenfolge angeordnet, und das gleiche gilt für das gedruckte Wort bei allen Revisionen, Katalogen und Übersichten.

Gegenwärtige Situation und Zukunft der Systematik

Wenn man bedenkt, daß die Taxonomie der älteste Zweig der Biologie ist, so ist ihre heutige Vitalität recht bemerkenswert. Sie manifestiert sich in der Gründung neuer, ausdrücklich der Taxonomie gewidmeter Zeitschriften (*Taxon*, *Systematic Zoology*, *Systematic Botany* und so weiter), in einer ganzen Reihe bedeutender Texte, in der Veranstaltung zahlreicher internationaler Symposien und in einer von Jahr zu Jahr umfangreicheren Bibliographie. Man ist an vielen Fronten aktiv, nicht nur auf dem Gebiet der taxonomischen Methodik. Die bloße Beschreibung neuer Arten ist eine Aufgabe, die kein Ende nimmt. Noch überraschender ist die Anzahl der wichtigen neuen Typen, die in den letzten Jahrzehnten entdeckt oder zumindest anerkannt worden sind. Zum Beispiel wurde der neue Stamm der Pogonophora erst im Jahre 1937 beschrieben, der der Gnathostomulida sogar erst 1956. Der einzige überlebende Quastenflosser *Latimeria* wurde 1938 entdeckt, der primitive Mollusk *Neopilina* 1956 und die reliktdäre Krebsgruppe Cephalocarida 1955. So ziemlich alles, was wir über die reiche Fauna in den Meeres- und Meeresschlammzwischenräumen wissen, ist in den letzten fünfzig Jahren entdeckt worden. Daß *Trichoplax* das primitivste aller Metazoen ist, erkannte man erst in den siebziger Jahren.

Die vielleicht erstaunlichste Entdeckung jedoch sind die von Barghoorn, Cloud und Schopf beschriebenen Fossilien aus dem Präkambrium. Damit verschob sich der Anfang der Geschichte des Lebens, den man bei vor etwa 650 Millionen Jahren angenommen hatte, bis in die Zeit von vor 3,5 Mrd. zurück. Gelegentlich aber ergeben sich Entdeckungen auch einfach aus einem sorgfältigeren Studium schon vorliegender Fossilien, wie die kürzliche Beschreibung der Agmata, eines ausgestorbenen Wirbellosenstammes aus dem frühen Kambrium, zeigt.

Ein Zeichen für die Vitalität der jüngeren taxonomischen Forschung sind die Verbesserungen in der Klassifikation der höheren Taxa bei allen Organismengruppen, von den Bakterien, Fungi und Protozoa bis hinauf zu den Wirbeltieren, einschließlich der Primaten. Die alte Streitfrage, ob der Polyp oder die Meduse die ancestrale Form der Coelenteraten ist, ist durch viele neueste Untersuchungen wesentlich geklärt worden: die Mehrzahl der Forscher ist der Ansicht, der Polyp sei die ältere Form. Die Scyphozoa scheinen eine größere Zahl ancestraler Merkmale zu haben als jede andere Klasse der Coelenterata, und die kürzlich anerkannte Klasse der Cubozoa (Werner, 1975) stellt eine hübsche Verbindung zwischen ihnen und den Hydrozoa her. Bei den Pflanzen haben die Arbeiten von Thorne, Carlquist, Cronquist, Stebbins und Takhtajan zu einer völlig neuen Klassifikation der Blütenpflanzen geführt. Die Zahl höherer Taxa mit unbekannter oder zumindest unsicherer Verwandtschaft ist jedoch immer noch sehr groß, und in den nächsten zwanzig oder dreißig Jahren sind wohl noch größere Fortschritte zu erwarten als in den letzten Jahrzehnten.

Schon zur Zeit von Linnaeus und sogar noch früher (Aristoteles und Theophrastos) erkannte man zwei Reiche an, die Pflanzen (*Plantae*) und die Tiere (*Animalia*). Fungi und Bakterien galten als Pflanzen. Je mehr das Studium der einzelligen Organismen und Mikroben in jüngerer Zeit voranschritt, um so deutlicher wurde, wie künstlich diese Klassifikation war. Zuerst erkannte man, daß die blaugrünen Algen (die man besser als *Cyanobacteria* bezeichnet) wie auch die Bakterien sich drastisch von allen anderen Organismen unterscheiden und trennte sie daher als *Prokaryota* ab (Stanier und van Niel, 1942). Sie haben keinen strukturierten Zellkern und keine Chromosomen und unterscheiden sich in der Mehrheit ihrer Makromoleküle von den übrigen Organismen (*Eukaryoten*). Die Mannigfaltigkeit (im Stoffwechsel und anderen Faktoren) unter den Bakterien ist groß, aber selbst die am stärksten abweichende (und augenscheinlich primitivste) Bakteriengruppe, der *Methanobacteria* hat mit den anderen Bakterien derart viele Merkmale gemein, daß man sie am besten mit diesen in dem Reich *Monera* zusammenfaßt.

Die Fungi werden heute ebenfalls generell als eigenes Reich von den Pflanzen abgetrennt, von denen sie sich nicht nur im Stoffwechsel (keine Photosynthese), sondern auch in der Zellstruktur (immer haploid) und auf andere Weise unterscheiden. Ob man, wie dies von einigen Autoren befürwortet wird, noch ein weiteres Reich (*Protisten*) für die einzelligen Tiere und Pflanzen anerkennen will oder nicht, ist Geschmackssache. Da die Literatur über Protozoen und einzellige Algen einerseits und über Metazoen und Metaphyten andererseits recht deutlich getrennt ist, könnte eine derartige Aufteilung die Wiedergewinnung von Information erleichtern. Solche Fragen der brauchbarsten Strukturierung der Klassifikation aller Organismen sind von Margulis erörtert worden (1981).

Unter den zahlreichen Gründen für den steten Fortschritt bei der Klassifikation der Organismen stehen die Verbesserungen der Methodik an erster Stelle. Man hat jetzt erkannt, daß die Klassifikation kein Ein-Schritt-Verfahren ist und daß allzu stark vereinfachende Methoden daher selten zu zufriedenstellenden Resultaten führen. Das Klassifizieren besteht aus einer ganzen Reihe von Schritten (Mayr, 1981b), und für jeden dieser Schritte sind jeweils andere Verfahren nötig und am brauchbarsten. Zum Beispiel sind die phänetischen Methoden bei der ersten versuchsweisen Abgrenzung von Taxa, und dann erneut bei der Einordnung von Taxa auf der Grundlage von patristischen und kladistischen Unterschiedsgraden am nützlichsten. Kladistische Methoden sind für das Testen von vermuteten Verzweigungsmustern (kladistische Analyse) am brauchbarsten.

Die Frage, in welchem Maße numerische Methoden zweckmäßig und dem menschlichen Computer tatsächlich überlegen sind, ist noch nicht endgültig beantwortet. Die meisten morphologischen Merkmale sind derart mit Konvergenzen, Polyphyly und Mosaikrevolution durchsetzt, daß sie als Rohmaterial für die numerische Analyse allzu unzuverlässig sind. Konvergenz und Polyphyly treten auch bei der Evolution von Makromolekülen und vermutlich bei der Evolution der DNA auf; doch gibt es Anzeichen dafür, daß bestimmte Veränderungen in den Makromolekülen die spätere Evolution dieser Moleküle stark einschränken; das legt den Gedanken nahe, bei gleichzeitiger Beurteilung einer genügenden Zahl von Molekülen sei die Analyse molekularer Ähnlichkeiten verlässlicher als eine kritiklose morphophänetische Analyse, wie die numerische Phänetik dies ursprünglich vorgeschlagen hatte.

Das Studium der organischen Vielfalt

In der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts galten die Ausdrücke „Taxonomie“ und „Systematik“ allgemein als Synonym. Danach befragt, welches die Aufgaben der Systematik seien, würde ein Taxonom geantwortet haben: „Die organische Vielgestaltigkeit der Natur beschreiben (was bedeutete, die Arten beschreiben, aus denen sich die Vielgestaltigkeit zusammensetzt) und sie klassifizieren“. Und doch hatte man bereits in den Tagen von Leeuwenhoek und Swammerdam im 17. Jahrhundert erkannt, daß das Studium der organischen Vielfalt mehr umfaßte als bloßes Beschreiben und Einordnen von Arten. Bereits damals (und eigentlich schon zur Zeit von Aristoteles) lag es auf der Hand, daß sich die Erforschung der organischen Vielfalt nicht in diesen elementaren Beschäftigungen des Taxonomen erschöpfte. Von Anfang an umfaßte das Studium der Diversität auch die Analyse der Stadien des Lebenszyklus und des sexuellen Dimorphismus. Als man lebende Tiere in der Natur zu erforschen begann, zeigte sich, daß in verschiedenen Biotopen verschiedene Arten auftraten, die verschiedene Nahrung bevorzugten und deren Verhaltensweisen verschieden waren. Aber erst in der Mitte unseres Jahrhunderts, in der Folge der neuen Systematik und der synthetischen Evolutionslehre, erkannte man die große Bedeutung des Studiums der Vielfalt in ihrer ganzen Reichweite. Nun wurde deutlich, daß die herkömmliche Definition der Funktion der Systematik bei weitem zu eng war und der wirklichen Situation nicht gerecht wurde.

Aus diesem Grunde unterschied Simpson (1961) terminologisch ausdrücklich zwischen Taxonomie und Systematik. Er behielt das Wort „Taxonomie“ in seiner traditionellen Bedeutung bei, gab aber der „Systematik“ einen viel umfassenderen Sinn, indem er sie als „die wissenschaftliche Untersuchung der Arten und der Vielgestaltigkeit der Organismen und sämtlicher Beziehungen zwischen ihnen“ definierte. Die Systematik wurde somit als die Wissenschaft von der organischen Vielfalt verstanden, und dieser neue, erweiterte Begriff der Systematik ist weithin übernommen worden. Die neue Definition warf sofort die Frage auf, welche Funktionen diese in weitem Sinne verstandene Wissenschaft der organischen Vielfalt erfüllen und welche Rolle sie in der zeitgenössischen Biologie spielen solle.

Die Taxonomie im engeren Sinne bleibt Fundament und Stützpfeiler der gesamten Wissenschaft der Systematik. Eine komplette Bestandsaufnahme der existierenden Tier- und Pflanzenarten und ihre Klassifikation ist eine so gewaltige Aufgabe, daß kein Ende abzusehen ist. Ein Spezialist für die Taxonomie von Milben (Acarina), Nematoden (Fa-

denwürmer), Spinnen oder einer vernachlässigten Gruppe von Insekten oder marinen Wirbellosen, kann sich immer noch sein ganzes Leben lang mit nichts anderem befassen, als neue Arten zu beschreiben und sie den entsprechenden Gattungen zuzuweisen. Die Vielfalt der organischen Natur scheint im wahrsten Sinne des Wortes unbegrenzt zu sein. Gegenwärtig werden jährlich etwa 10000 neue Tierarten beschrieben, und selbst wenn wir die niedrigste Schätzung der Zahl noch unbeschriebener Arten zugrundelegen, wären noch zweihundert Jahre nötig, um die Aufgabe der bloßen Beschreibung und Benennung aller bestehenden Arten zu Ende zu führen.

Ein kurioser Aspekt der Taxonomie ist die weitgehende Autonomie ihrer verschiedenen Zweige. Je nachdem, wie ausgereift das Wissen über eine Gruppe ist, weisen die in dieser Gruppe verwandten Methoden und Begriffe einen verschiedenen Grad an Ausgefeiltheit auf. In der Tat kann man in den Spezialgebieten der zeitgenössischen Taxonomie jedes der Stadien vorfinden, wie sie sich im Laufe des Kampfes um die Philosophie der Taxonomie von Linnaeus und Cuvier bis hin zur neuen Systematik abgezeichnet haben. Sogar heute gibt es zum Beispiel noch einige Autoren, für die das Wort „Klassifikation“ gleichbedeutend mit Identifikationssystem ist. Polytypische Arttaxa sind in der Ornithologie allgemein anerkannt, in vielen anderen Bereichen der Tiertaxonomie jedoch noch unbekannt. Die Unabhängigkeit der verschiedenen Gruppen voneinander wird durch die Tatsache veranschaulicht, daß Zoologen, Botaniker und Bakteriologen jeweils ihre eigenen Nomenklaturregeln haben.

Einer der beiden Hauptaspekte der organischen Natur ist die Vielfalt, der andere sind die Lebensvorgänge. Doch nicht immer ist man sich der Bedeutung des Studiums der Vielfalt des organischen Lebens bewußt gewesen. Infolgedessen hat die Systematik im Verlauf der Geschichte der Biologie Höhen und Tiefen erlebt. Zur Zeit von Linnaeus hatte sie nahezu das Monopol in diesem Wissenszweig inne, und in der Ära des Erstellens von Stammbäumen in der Zeit nach Darwin (Haeckel und seine Anhänger) erlebte sie eine weitere Blütezeit. Dem folgte, zum Teil als Reaktion auf die Exzesse der vorangehenden Epoche, eine Zeit der Vernachlässigung, wenn nicht Unterdrückung, des Studiums der organischen Vielfalt. Wer die Schriften von Max Hartmann (Allgemeine Biologie), Hans Driesch, T.H. Morgan, Jacques Loeb und anderen experimentellen Biologen liest, würde niemals auf den Gedanken kommen, das Studium der Vielfalt sei ebenfalls ein wichtiger und blühender Bereich der Biologie. Zum Teil war diese Vernachlässigung berechtigt, denn die Arbeit der Erforscher der Vielfalt zu jener Zeit war gewöhnlich übermäßig deskriptiv (etwa in der Synökologie und dem größten Teil der Taxonomie) oder einseitig auf phylogenetische Probleme konzentriert (vergleichende Anatomie, die Ethologie von Heinroth und Whitman). Wenn die Forscher, die sich dem Studium der Vielfalt widmeten, überhaupt an allgemeineren Problemen interessiert waren, so an der Rekonstruktion eines gemeinsamen Vorfahren als oberstem Ziel.

Es fehlt heute an einer brauchbaren historischen Analyse, aus der man entnehmen könnte, wann und wie sich diese Situation änderte. Jedoch bahnten sich offensichtlich in den zwanziger, dreißiger und vierziger Jahren dieses Jahrhunderts neue Entwicklungen an. Vieles weist darauf hin, daß die Populationssystematik die Änderung herbeiführte. Sie hatte in Rußland durch das Werk Chetverikovs (1926; s. Adams, 1970; Mayr und Provine, 1980) die Entstehung der Populationsgenetik zur Folge. Ihren Höhepunkt erlebte die Populationssystematik in der neuen Systematik (Rensch, Huxley, Mayr), die ihrerseits wieder entscheidend zur synthetischen Evolutionstheorie beitrug (Mayr, 1963). Die Verbreitung des Evolutionsdenkens im allgemeinen und des Populationsdenkens im

besonderen führte zu neuen Begriffsbildungen in der Paläontologie (Simpson, 1944; 1953), in der Evolutionsmorphologie (Davis, 1960; Bock, 1959), in der Ökologie (Lack, MacArthur) und in der Ethologie (Lorenz, Tinbergen). Fragen, die mit der organischen Vielgestaltigkeit zu tun haben, wie auch ein vergleichender Ansatz auf der Grundlage dieser Vielgestaltigkeit spielten eine dominierende Rolle bei all diesen Entwicklungen.

Diese neue Betonung der Vielfalt hatte einen drastischen Einfluß auf das begriffliche Klima ganzer Zweige der Biologie. Jahrzehnte hindurch etwa beschrieb man die Evolution als Veränderung der Genfrequenzen in Populationen. Diese reduktionistische Definition beschränkte die Evolutionsbiologie auf die Abänderung bestehender Arten, d. h. auf die adaptive Komponente der Evolution. Der Ursprung der organischen Mannigfaltigkeit wurde vernachlässigt, als gehöre er nicht einmal zur Evolution dazu. Die gleiche Haltung kam bis in die fünfziger und sechziger Jahre unseres Jahrhunderts in den Schriften der meisten Paläontologen zum Ausdruck. Simpson (1944; 1953) und andere zeitgenössische Paläontologen beschränkten sich fast ausschließlich auf die Behandlung der vertikalen Komponente der Evolution und ließen die Frage des *Ursprungs* der Vielfalt sogar bei der Diskussion der adaptiven Radiation außer acht. Erst 1972 (Eldredge und Gould) wandten Paläontologen der Entstehung der Vielfalt die ihr zukommende Aufmerksamkeit zu. Auch in der Evolutionsmorphologie führte die Erforschung der Vielfalt zu neuen Begriffen. An die Stelle des einseitigen Interesses an dem gemeinsamen Vorfahren (mittels des Studiums homologer Ähnlichkeiten) tritt heutzutage das Interesse am Ursprung der Unterschiede zwischen den Nachkommen, d. h. an der Vielfalt. Das scheint auch für die Ethologie zu gelten, obgleich die Entwicklung dort noch sehr in den Anfängen steckt.

Angesichts des Einflusses der modernen Einstellung zur organischen Vielfalt auf die gesamte Biologie mag sich eine etwas ausführlichere Untersuchung der spezifischen Beiträge der Systematik lohnen. Dies ist auch aus einem anderen Grunde notwendig: nämlich um den bei Außenseitern weitverbreiteten Eindruck zu widerlegen, Systematik sei nichts anderes als eine bessere Art von Briefmarkensammeln. Man neigt dazu, einige der wichtigsten Leistungen der Systematik ihren Nachbargebieten, etwa der Populationsgenetik, der Ökologie oder der Ethologie als Verdienst anzurechnen, selbst wenn die Fortschritte tatsächlich praktizierenden Taxonomen zu verdanken und lediglich durch ihre Erfahrungen bei der taxonomischen Arbeit möglich geworden sind. Es ist irreführend, die Bezeichnungen „Taxonomie“ oder „Systematik“ auf rein büromäßige, beschreibende Tätigkeiten zu beschränken und den umfassenderen, über die mehr elementaren, beschreibenden Operationen hinausgehenden Befunden und Begriffen einen anderen Namen zu geben.

Man erinnere sich daran, daß Systematik und Naturgeschichte anfangs (im 17. und 18. Jahrhundert) weitgehend ein einziges Gebiet waren. Die meisten der heute anerkannten Zweige der organismischen Biologie haben sich aus der Systematik entwickelt. Ein großer Teil der Ökologie befaßt sich mit den Wechselwirkungen zwischen verschiedenen Arten, ob es sich dabei nun um Konkurrenz, Symbiose oder Räuber-Beute-Beziehungen handelt. Diese Wechselwirkungen lassen sich nur durch sorgfältiges Studium der beteiligten Arten verstehen. Die Arbeit der MacArthur-Schule in der Ökologie gilt fast ausschließlich der Formenvielfalt, und das gleiche trifft auf die Erforschung von Ökosystemen zu. Da das tierische Verhalten zu einem großen Teil artspezifisch ist, und da die Evolution des Verhaltens zum größten Teil durch den Vergleich verschiedener Arten ver-

standen werden kann, ist wiederum offensichtlich das Studium der organismischen Mannigfaltigkeit eng mit diesem Zweig der Biologie verbunden. Viele Fachgebiete der Biologie sind völlig von der Systematik abhängig, unter ihnen die Biogeographie, die Zytogenetik, die biologische Ozeanographie und die Stratigraphie. Auf die Unentbehrlichkeit der Systematik für die angewandten Wissenschaften (wie öffentliche Gesundheitspflege, Landwirtschaft und Naturschutz) möchte ich nicht noch einmal näher eingehen.

So wichtig die Systematik auch als Grundlage der erwähnten Zweige der Biologie ist, so liegt ihre größte Bedeutung vermutlich doch in ihrem Beitrag zur begrifflichen Erweiterung der modernen Biologie, war doch die großartigste einigende Theorie in der Biologie, die Evolutionstheorie, weitgehend dem Beitrag der Systematik zu verdanken. Es ist kein Zufall, daß Darwin *Die Entstehung der Arten* schrieb, nachdem er auf seiner Reise mit der *Beagle* auf taxonomische Probleme aufmerksam geworden war und nachdem er acht Jahre lang konzentriert an der Taxonomie der Rankenfüßer gearbeitet hatte. Von den Taxonomen kamen auch die wichtigsten Hinweise zur Lösung vieler einzelner Probleme der Evolutionstheorie. In diesem Zusammenhang sind vor allem die Rolle der Isolation, die Artbildungsmechanismen, die Natur der Isolationsmechanismen, Evolutionsraten, Evolutionstrends und das Problem der Emergenz evolutiver Neuheiten zu nennen. Die Taxonomen (einschließlich der Paläotaxonomen) haben mehr als alle anderen Biologen signifikante Beiträge zu allen diesen Themen geleistet.

Die Taxonomen hatten einen aktiven Anteil an der synthetischen Evolutionstheorie (Mayr und Provine, 1980). Die Mehrzahl der Autoren, wie Chetverikow, Rensch, Dobzhansky, Mayr und Simpson, die mit sehr viel Erfolg eine Theorie zustandebrachten, in der sie die Genetik mit den Hauptfragen der Evolution in Einklang brachten, waren ihrer Herkunft nach Taxonomen.

Auch die Umweltphysiologie verdankt der Systematik viel. Systematiker auf dem Gebiet der Zoologie, wie C. L. Gloger, J. A. Allen und Bernhard Rensch, haben Wichtiges zur Entdeckung der adaptiven geographischen Variation und zur Aufstellung von Klimaregeln beigetragen. Es waren Zoologen mit taxonomischen Kenntnissen, die die genetische Grundlage für die adaptiven Unterschiede von geographischen Rassen nachwiesen.

Vielleicht der bedeutendste Beitrag, der vom Studium der Formenmannigfaltigkeit ausging, war die Entwicklung neuer Ansätze in der Philosophie. Mehr als alle anderen Bereiche der Biologie war es das Studium der Vielfalt, das den Essentialismus, die irreführendste aller Philosophien, untergrub. Die Erforscher der Diversität betonten, jedes Individuum unterscheide sich in einzigartiger Weise von allen anderen; dadurch konzentrierten sie ihre Aufmerksamkeit auf die Rolle des Individuums; dies wiederum brachte das Populationsdenken hervor, eine Denkweise, die für die Wechselwirkung der menschlichen Untergruppen, menschlichen Gesellschaften und menschlichen Rassen untereinander von allergrößter Wichtigkeit ist. Der Erforscher der Formenvielfalt zeigte, daß jede Art einzigartig und somit unersetzbar ist, und lehrte so die Achtung vor jedem einzelnen Produkt der Evolution; dies wiederum ist einer der wichtigsten Gedanken des Naturschutzes. Durch Hervorheben der Bedeutung des Individuums, durch Entwickeln und Anwenden des Populationsdenkens und dadurch, daß sie uns die Ehrfurcht vor der Vielfalt der Natur vermittelt, hat die Systematik der Vorstellungswelt des Menschen eine neue Dimension hinzugefügt, die von den exakten Wissenschaften weitgehend übersehen, wenn nicht sogar gelehugnet worden war; und doch ist es eine Komponente, die für

das Wohlergehen der menschlichen Gesellschaft und für die Planung der Zukunft der Menschheit von entscheidender Bedeutung ist.

6 Mikrotaxonomie, die Wissenschaft von den Arten

Die Einheiten, die der Taxonom zu Gattungen und noch höheren Taxa zusammenfaßt, sind die Arten. Sie sind die Grundeinheiten der Lebewesen, die die Formenvielfalt der Natur ausmachen. Sie sind die niedrigste Ebene echter Diskontinuität oberhalb der Stufe des Individuums. Die Kohlmeise und die Blaumeise gehören verschiedenen Arten an, und ebenso der Spitzahorn und der Feldahorn. Die mit dem Ausdruck „Art“ bezeichnete Einheit scheint auf den ersten Blick offensichtlich, einfach und leicht zu definieren. Doch der erste Blick täuscht. Wahrscheinlich gibt es in der Biologie keinen anderen Begriff, der so hartnäckig umstritten geblieben ist wie der Artbegriff [1]. Man sollte meinen, die lebhafteste Debatte der Zeit nach Darwin hätte Klarheit und Einstimmigkeit hervorbringen sollen oder zumindest, die neue Systematik der dreißiger und vierziger Jahre unseres Jahrhunderts würde endlich Klarheit geschaffen haben, doch dem war nicht so. Selbst heute noch werden jedes Jahr mehrere Aufsätze über das Artproblem veröffentlicht und sie zeigen, daß die Meinungen fast noch genauso auseinandergehen wie vor hundert Jahren. Ein Fortschritt ist allerdings tatsächlich gemacht worden: heute ist sehr viel klarer formuliert als früher, worin man nicht übereinstimmt. Von besonderem Interesse für den Erforscher der Ideengeschichte ist, daß die Geschichte des Artproblems zum großen Teil völlig unabhängig von der Geschichte des Klassifikationsproblems ist. Man kann den Zweig der Systematik, der sich mit der Artfrage befaßt, als Mikrotaxonomie bezeichnen. Ihre Geschichte soll in diesem Kapitel behandelt werden.

Wenn man von Arten (Spezies) spricht, so denkt man gewöhnlich an Pflanzen- und Tierarten. Tatsächlich wird der Ausdruck jedoch häufig auf alle möglichen Arten von Gegenständen angewandt, und zwar im Sinne von „Sorten von“. Der Chemiker spricht vielleicht von Arten von Molekülen und der Mineraloge von Arten von Mineralien (Niggli, 1949; Hooykaas, 1952). Der Artbegriff in der Chemie und Mineralogie unterscheidet sich jedoch grundlegend von dem der zeitgenössischen biologischen Systematik: ein Artnamen in der Mineralogie ist im großen und ganzen ein Klassenname, definiert im Sinne einer Reihe von Eigenschaften, die für die Zugehörigkeit zur Klasse essentiell sind. Arten unbelebter Gegenstände entsprechen also mehr oder weniger den Linnaeischen oder vor-Linnaeischen Arten, aber nicht im geringsten den modernen biologischen Arten.

Doch selbst wenn wir unsere Aufmerksamkeit auf Spezies von Organismen beschränken, finden wir eine Vielzahl verschiedener Gesichtspunkte vor, zum Teil, weil die Artkategorie in verschiedenen Teilgebieten der Biologie unterschiedliche Funktionen erfüllt. Für den praktisch arbeitenden Taxonomen ist das Arttaxon die Grundeinheit, die identifiziert und klassifiziert werden muß; für den Biologen im Laboratorium ist es der Organismus, der bestimmte, artspezifische Merkmale hinsichtlich physiologischer, bio-

chemischer und verhaltensmäßiger Attribute besitzt; für die Evolutionstheoretiker ist die Art die Einheit der Evolution (Monod, 1974b) und für den Paläontologen ein Abschnitt einer stammesgeschichtlichen Linie. Die verschiedenen Spezialisten werden im besten Fall verschiedene Aspekte unterstreichen; im schlimmsten Fall werden sie zu weit auseinanderklaffenden Ergebnissen gelangen. Das Resultat ist ein Fortbestehen der Kontroverse.

Es scheint eines der elementarsten Bedürfnisse des Menschen zu sein, daß er wissen möchte, aus welchen verschiedenen Arten von Dingen sich seine Umgebung zusammensetzt. Sogar primitive Völker haben Namen für die verschiedenen Sorten von Vögeln, Fischen, Blumen oder Bäumen, und sie erkennen gewöhnlich genau dieselben Arten an, die auch der moderne Systematiker unterscheidet (Gould, 1979). Ein solches Benennen von Sorten ist deshalb möglich, weil die Formenvielfalt der Natur nicht kontinuierlich ist, sondern aus deutlich verschiedenen Einheiten besteht, die voneinander durch Diskontinuitäten getrennt sind. Man findet in der Natur nicht nur Individuen, sondern auch „Arten“ (Spezies), das heißt, Gruppen von Individuen, die bestimmte Merkmale gemeinsam haben.

Der Begriff „Art“ („Spezies“) ist notwendig, da der Ausdruck „Sorte“ nicht präzise genug ist. Das Problem der Trennung von Arttaxa und Gruppierungen höheren oder niedrigeren kategorischen Ranges ist eine Frage der Abgrenzung. Die Unterscheidung von echten biologischen Arten innerhalb einer gegebenen Gattung ist somit das Problem der Grenzziehung gegenüber umfassenderen Gruppierungen. Jede biologische Art enthält jedoch viele Phäna [2], die häufig derart verschieden voneinander sind, daß sie zunächst als verschiedene Arten beschrieben wurden. Wenn man den Ausdruck „Spezies“ mit „verschiedene Sorte“ gleichsetzt, so gibt es kein unterscheidendes Kriterium, mit dessen Hilfe man verschiedene „Sorten“ eindeutig in die drei Kategorien Phänon, echte Art und Gattung einweisen könnte. Es ist Aufgabe des Artbegriffs, als Maßstab für die richtige Klassifikation von „Sorten“ zu dienen.

Dies wirft sofort ein Problem auf: Welches sind die Merkmale, aufgrund derer man Individuen zu Arten zusammenfassen kann? Diese Frage läßt sich leicht beantworten, wenn der Unterschied zwischen zwei Arten so eindeutig ist wie der zwischen Löwe und Tiger. In vielen anderen Fällen jedoch scheint die Variation unter den Individuen einer Art auf den ersten Blick von der gleichen Größenordnung zu sein wie die Unterschiede zwischen Arten. Denn es gibt eine gewaltige Menge an Variation innerhalb der Tier- und Pflanzenarten, die im sexuellen Dimorphismus, in der Existenz verschiedener Stadien des Lebenszyklus (etwa Raupe und Schmetterling), in alternierenden Generationen und in vielen anderen Formen individueller Variation zum Ausdruck kommt. Dadurch entstehen große Schwierigkeiten bei der Abgrenzung von Arten. Will man diese Probleme lösen, so muß man nicht nur über ausreichende biologische Information verfügen, man muß auch eine klare Vorstellung davon haben, was mit dem Ausdruck „Art“ oder „Spezies“ gemeint ist.

Arttaxon und Artkategorie

Die Anwendung des Terminus ‚Species‘ auf zwei grundlegend verschiedene Kategorien hat in der Vergangenheit Verwirrung verursacht. Die Einführung des neuen Ausdruckes *Taxon* [3] erlaubt nunmehr eine klare Unterscheidung zwischen den beiden Begriffen.

Ein Taxon ist ein konkretes zoologisches oder botanisches Objekt. Gruppen von Individuen wie Wölfe, Nachtigallen oder Stubenfliegen sind Speziestaxa (siehe Kapitel 4).

Wenn ein Taxonom ein Exemplar, ein Individuum, einer Art zuteilen will, so hat er es mit einem rein zoologischen oder botanischen Problem zu tun. Gehören die Individuen eines umschriebenen Gebietes derselben Population an? Das ist kein Problem des Ranges, wie etwa die Frage der Artkategorie, sondern ein Problem der Abgrenzung. Er hat ein vorgegebenes zoologisches Objekt vor sich, etwa Schneegänse (*Anser caerulescens*), und versucht zu bestimmen, ob weiße und blaue Vögel Produkte desselben Genpools sind. Gleichzeitig ist das auch ein ontologisches Problem. Sind die Tiere, die zu einer Art gehören, Angehörige einer Klasse oder nicht? Ghiselin (1974b) hat nachdrücklich beide Begriffe, Art und Klasse so interpretiert (siehe auch Dobzhansky, 1951): Alle Produkte des Genpools einer Art sind *Teile* der Art (nicht Zugehörige einer Klasse!) und die Art als Ganzes ist ontologisch gesehen als Individuum aufzufassen. Arttaxa sind keine Klassen, sondern haben einen anderen Status. Arttaxa sind Individuen in dem Sinne, daß jede Art eine räumlich-zeitliche Einheit und historische Kontinuität besitzt (Hull, 1976; 1978). Jede Art hat begründbare deutliche Grenzen, besitzt zu jeder beliebigen Zeit innere Kohärenz und (nicht unbedingt) eine Kontinuität in der Zeit. Jede Gruppierung von Populationen ist ein Arttaxon, wenn sie die Definition der Artkategorie erfüllt.

In der Praxis gibt es zwei Probleme im Zusammenhang mit dem Arttaxon: (1) die Zuteilung individueller Varianten („Phäna“, s. Mayr, 1969) zu dem richtigen Arttaxon und (2) die Abgrenzung der Taxa voneinander, insbesondere die Entscheidung, welche – bei einer Vielzahl von Populationen in Zeit und Raum – zu einer einzigen Spezies gehören.

Man muß deutlich zwischen *Arttaxon* und *Artkategorie* unterscheiden. Die Artkategorie ist die Klasse, deren Angehörige Arttaxa sind. Die jeweilige Definition der Artkategorie, die ein Autor benützt, bestimmt, welche Taxa er als Arten einordnet. Das Problem der Artkategorie ist einfach das der Definition. Wie definieren wir den Begriff „Art“? Der Wechsel der Definitionen ist die Geschichte des Artbegriffs.

Das Bestimmen des Artstatus ist also ein Zwei-Schritte-Prozeß. Der erste Schritt besteht in der Abgrenzung des vermuteten Arttaxon gegenüber anderen Taxa, der zweite im Einstufen des gegebenen Taxon in die richtige Kategorie, zum Beispiel „Population“, „Unterart“ oder „Art“. Diese klare Erkenntnis des grundlegenden Unterschiedes zwischen Arttaxon und Artkategorie ist eine Entwicklung der letzten Jahrzehnte; sie schaltete eine Hauptquelle der Verwirrung, zumindest im Prinzip, aus. Viele Kontroversen, die sich angeblich um den *Artbegriff* drehten, betrafen in Wirklichkeit die Anerkennung von Arttaxa und die Zuordnung individueller Varianten (oder anderer Phäna) zu *Arttaxa*. Polytypische Arten, zum Beispiel, sind keine getrennte Artkategorie, sondern lediglich eine besondere Sorte von Taxa. Die Mehrzahl der Taxonomen, sah – wie auch ich – bis vor ein paar Jahren in dieser Beziehung keineswegs klar.

Frühere Artkonzepte

Im Altertum kannte man die biologische Integrität der Art noch nicht. Aristoteles zum Beispiel glaubte, daß Hybridisation zwischen verschiedenen Arten häufig sei, etwa zwischen Fuchs und Hund oder zwischen Tiger und Hund. Sowohl Aristoteles als auch Theophrastos übernahmen den Volksglauben, wonach sich der Samen einer Pflanzenart

zu Pflanzen einer anderen Art entwickeln konnte (Heterogonie). Die Mehrheit der Kräuterkundler und frühen Botaniker hielten dies für wahr oder machten zumindest keinen Versuch, es zu widerlegen[4]. Albertus Magnus beschrieb fünf Arten der Umwandlung einer Pflanze in eine andere.

Angesichts derartiger Ungewißheiten hinsichtlich der Natur der Arten ist es nicht überraschend, daß es keine konsequente Terminologie gab. Nach unseren Wörterbüchern ist das griechische Wort für Art *eidos* und für Gattung *genos*, aber Platon benutzte beide Worte, als seien sie völlig gegeneinander austauschbar. Er gebrauchte niemals *eidos* im Sinne von „Art“, die einer Kategorie „Gattung“ untergeordnet ist. Aristoteles machte zwar einen Unterschied zwischen den beiden Ausdrücken, hauptsächlich aber in seinen Abhandlungen über Logik. In seinen biologischen Schriften verwandte er das Wort *genos* 413mal, aber in 354 Fällen bezieht es sich auf eine Tierart und lediglich in den restlichen Fällen auf eine Gattungskategorie. Von den 96 Fällen, in denen er das Wort *eidos* benutzt, bezeichnet es nur in 24 Fällen Tiersorten. Somit wird der Ausdruck *eidos* nur in 6 Prozent der 378 Fälle benutzt, in denen auf eine Tierart bezug genommen wird, in allen anderen Fällen dagegen das Wort *genos*. „Die herkömmliche Annahme, daß Aristoteles tatsächlich Tiere in Gattungen oder Arten einstufte ... wird von dem Belegmaterial nicht bestätigt“ (Balme, 1962).

Die Ausdrücke „Genus“ und „Species“ wurden in der griechischen Philosophie hauptsächlich bei Erörterungen über Logik gebraucht. Bei der logischen Zweiteilung wurde die Gattung, ungeachtet ihres Ranges, in Arten unterteilt. *Canis* wäre eine Art in der Gattung der Carnivoren, der Pudel aber eine Art in der Gattung Hund. Die Ausdrücke „genus“ und „species“ regelten die Einbeziehung von Elementen in größere Klassen. Diese Verwendung, die also einen relativen Rang betonte, setzte sich von der Antike bis in die Zeit von Linnaeus fort, der in einer seiner frühen Veröffentlichungen schrieb: „*Vegetabilium species sunt: Lithophyta, Algae, Fungi ...*“ und so weiter (*Fundamenta*, 1737).

Die Übernahme des Christentums und des Schöpfungsdogmas änderte die Situation anfänglich bemerkenswert wenig. Der Heilige Augustinus erklärte, die Pflanzen seien am dritten Schöpfungstage *causaliter* geschaffen worden, d. h. die Erde habe an jenem Tage die Kraft erhalten, sie hervorzubringen. Dies konnte Urzeugung, Heterogonie und alle möglichen anderen Veränderungen in der nachfolgenden Erdgeschichte bedeuten. Seine Definition der Art („*similia atque ad unam originem pertinentia*“ gleich „was ähnlich und gemeinsamen Ursprungs ist“) läßt schon die Definition Rays ahnen.

Nach der Reformation änderte sich die Einstellung zur Art drastisch. Beständigkeit und völlige Konstanz der Arten wurden nun ein festes Dogma. Eine wörtliche Auslegung der Genesis verlangte den Glauben an die individuelle Schöpfung jeder Pflanzen- und Tierart in den Tagen vor der Erschaffung des Menschen. Die Art war somit die Einheit der Schöpfung. Der rasche Fortschritt der Naturgeschichte in jener Epoche förderte diese Entwicklung. Die meisten Kräuterkundler gelangten bei ihrer Erforschung wilder Pflanzen ebenfalls zu der Überzeugung, Arten seien wohldefinierte Einheiten der Natur und sie seien konstant und deutlich voneinander getrennt.

Der essentialistische Artbegriff

Die auf dem Schöpfungsglauben beruhende Interpretation des Artbegriffes der christlichen Fundamentalisten stimmte recht gut mit dem essentialistischen Artkonzept überein, demzufolge jede Art durch ihre unveränderliche Essenz (*eidos*) gekennzeichnet und von allen anderen Arten durch eine scharfe Diskontinuität getrennt sei. Für den Essentialismus ist die Vielfalt der unbelebten wie auch der lebendigen Natur die Widerspiegelung einer begrenzten Zahl unveränderlicher Universalien (Hull, 1974). Diese Vorstellung geht letzten Endes auf Platons Begriff des *eidos* zurück, und dieses Konzept schwebte späteren Autoren vor, wenn sie von der Essenz oder „Natur“ eines Objekts oder Organismus sprachen. Alle Objekte, die dieselbe Essenz gemeinsam haben, gehören derselben Art an.

Auf dieselbe Essenz wird aufgrund der Ähnlichkeit geschlossen. Arten waren somit einfach als Gruppen *ähnlicher* Individuen definiert, die *anders* sind als Individuen, die anderen Arten angehören. So begriffen, stellen Arten verschiedene „Typen“ von Organismen dar. Nach dieser Auffassung stehen die Individuen nicht in einem besonderen Verhältnis zueinander; sie sind lediglich Ausdruck desselben *eidos*. Variation ist das Resultat unvollkommener Manifestation des *eidos*.

Beim Sortieren von „Arten“ von Mineralien und anderen unbelebten Gegenständen funktionierte das Kriterium der Ähnlichkeit relativ gut. Wenn man jedoch hochgradig variable Organismen zu klassifizieren hat, ist die Ähnlichkeit ein höchst unzuverlässiger Maßstab. Wie kann man da wissen, ob zwei Individuen dieselbe Essenz gemeinsam haben oder nicht? Dies läßt sich bei solchen Individuen annehmen, die einander sehr ähnlich sind, „die dieselben Merkmale haben“. Was soll man aber mit Individuen anfangen, die sich so stark unterscheiden wie Männchen und Weibchen bei geschlechtlich dimorphen Tieren oder wie Larven und ausgewachsene Individuen bei Wirbellosen oder wie eine der anderen auffällig verschiedenen Varianten, die man in einer Art so häufig vorfindet? In allen Fällen ausgeprägter sexueller und altersbedingter Variation oder bei jeder Art von Polymorphismus brach die Methode, aus der Ähnlichkeit auf gemeinsame Essenz zu schließen, völlig zusammen, so daß man sich gezwungen sah zu fragen, ob es nicht ein Kriterium gäbe, die „gemeinsame Essenz“ zu bestimmen.

John Ray (*Hist. Plant.*, 1686) gab als erster eine biologische Antwort auf diese Frage: „Um eine Bestandsaufnahme der Pflanzen in Angriff zu nehmen und eine richtige Klassifikation von ihnen aufstellen zu können, müssen wir irgendeine Art von Kriterium zu entdecken suchen, um das, was man als ‚Spezies‘ bezeichnet, zu bestimmen. Nach einer langen und ausgedehnten Erforschung ist mir kein zuverlässigeres Kriterium für die Bestimmung der Arten eingefallen als die unterscheidenden Merkmale, die bei der Fortpflanzung aus Samen weitergegeben werden. Somit sind also Variationen, gleichgültig welcher Art, die bei Individuen oder Arten auftreten, wenn sie aus dem Samen ein und derselben Pflanze entstehen, zufällige Variationen und nicht solche, die eine Art unterscheiden ... Ebenso behalten Tiere, die sich in der Art unterscheiden, immer ihre getrennten Arten; niemals entspringt eine Art aus dem Samen einer anderen oder umgekehrt.“

Dies war ein prächtiger Kompromiß zwischen der praktischen Erfahrung des Naturforschers, der in der Natur beobachten kann, was zu einer Art gehört, und der essentialistischen Definition, die eine zugrundeliegende gemeinsame Essenz fordert. Ganz offensichtlich bleibt die gesamte Bandbreite der Variation, die jedes Elternpaar, das ein und

derselben Art angehört, in seinen Nachkommen erzeugen kann, innerhalb des Rahmens, der durch das Potential der Essenz einer einzelnen Art gesetzt ist. Die Bedeutung der Fortpflanzung für den Artbegriff liegt darin, daß sie Rückschlüsse darauf zuläßt, welche Variationsbreite mit der Existenz einer einzigen Essenz vereinbar ist.

Generationen von Naturforschern übernahmen begeistert Rays Definition. Sie hatte zudem den Vorteil, so gut mit dem Schöpfungsdogma zusammenzupassen. Darauf bezog sich Cuvier, als er Arten als „individus descendants des parents communs“ definierte [5]. Er erklärte dies in einem Brief an seinen Freund Pfaff folgendermaßen: „Wir stellen uns vor, daß eine Art die gesamte Nachkommenschaft von dem ersten von Gott geschaffenen Paar ist, fast so wie alle Menschen als die Kinder von Adam und Eva dargestellt werden. Was für Mittel haben wir, zu diesem Zeitpunkt den Pfad dieser Genealogie wiederentdecken? Er liegt gewiß nicht in der strukturellen Ähnlichkeit. Tatsächlich bleibt nur die Reproduktion übrig, und ich behaupte, daß dies das einzige zuverlässige und sogar unfehlbare Merkmal für das Erkennen der Art ist“ (Coleman, 1964, S. 145). In der Tat war dies nichts anderes als Rays Kriterium, und später gab Cuvier selbst zu, in der Praxis sei die Ähnlichkeit das primäre Kriterium bei der Abgrenzung von Arttaxa. Zweifellos hat Cuviers Artdefinition keine evolutionären Obertöne.

Zahlreiche Artdefinitionen von Ray bis zum Ende des 19. Jahrhunderts bestätigten auf der einen Seite die Unveränderlichkeit, Dauer und nicht zu überbrückende Diskontinuität der Arten und bedienten sich gleichzeitig biologischer Kriterien, um den scheinbaren Gegensatz zwischen auffälliger Variation und der Präsenz einer einzigen Essenz aufzulösen. Der von den Autoren jener Periode so häufig benutzte Ausdruck „gemeinsame Abstammung“ hatte die rein operationale Bedeutung von Blutsverwandtschaft, und nichts mit einer Vorstellung von Evolution zu tun. Wenn ein derart nachdrücklich gegen den Evolutionsgedanken eingestellter Autor wie von Baer (1828) die Art als „die Summe der Individuen, die durch Abstammung von gemeinsamen Vorfahren miteinander verbunden sind“ definiert, so ist es völlig klar, daß er sich nicht auf die Evolution bezieht. Das gleiche gilt für Kant, wenn er sagt: „Die Natureinteilung [in Gattungen und Arten] ... [gehet auf] Stämme, welche die Tiere nach Verwandtschaften in Ansehung der Erzeugung einteilt“ (*Werke* XI, 1968, S. 11). Für einen Anhänger der Schöpfungslehre bedeutete es einfach Abstammung von dem Paar, das ursprünglich geschaffen worden war. Eine solche „Abstammung“ wurde von Linnaeus erneut bekräftigt.

Linnaeus

Carl Linnaeus, der große schwedische Botaniker, wird immer als ein Verfechter des essentialistischen Artbegriffs beschrieben. Das war er auch, und doch reicht diese Bezeichnung keineswegs aus, die Vielseitigkeit seines Artkonzepts angemessen zu beschreiben, denn Linnaeus war in einer Person lokal und empirisch arbeitender Naturforscher und zugleich ein frommer Anhänger des Schöpfungsglaubens und ein Gelehrter auf dem Gebiet der aristotelischen Logik [6]. Zwar lag bei allen drei Komponenten seines Denkens das Schwergewicht auf der Konstanz und scharfen Abgrenzung der Arten, doch ist es, wenn man Linnaeus' Denken voll und ganz verstehen will, unerlässlich, alle drei Quellen seiner Vorstellungswelt im Auge zu behalten. Zum ersten Mal (1736) drückte er seinen Artbegriff mit dem berühmten Aphorismus aus: „Wir zählen so viele Arten, als verschiedene Formen zu Anbeginn erschaffen wurden“. In seinem Werk *Philosophia Bo-*

tanica (These 157) 1751 erweiterte er diese Definition zu der Feststellung: „Es gibt so viele Arten, als das Ewige Wesen zu Anbeginn verschiedene Formen hervorbrachte. Diese Formen bringen weitere hervor, nach den ihnen innewohnenden Gesetzen der Fortpflanzung, die aber ihnen selber immer ähnlich sind. Deshalb gibt es so viele Arten, als uns heute verschiedene Formen und Strukturen begegnen.“

Wenn Linnaeus sagte, „schuf“, so meinte er dies völlig wörtlich. In einem Aufsatz brachte er seine Überzeugung zum Ausdruck, „daß am Anfang der Welt nur ein einziges geschlechtliches Paar von jeder Art von Lebewesen geschaffen wurde ... mit einem geschlechtlichen Paar meine ich ein Männchen und ein Weibchen jeder Art, bei der sich die Individuen nach Geschlecht unterscheiden; doch gibt es bestimmte Klassen von Tieren, natürliche Hermaphroditen, und von diesen wurde pro Art nur ein einziges Individuum am Anfang geschaffen.“ Zu diesem Ergebnis gelangte er nicht nur aus religiöser Überzeugung, sondern auch, weil es den zu jener Zeit „modernen“ wissenschaftlichen Erkenntnissen entsprach. Spallanzani und Redi hatten das Auftreten von Urzeugung widerlegt, und Ray wie auch Linnaeus hatten sich selbst davon überzeugt, daß die Umwandlung von Samen einer Art in die einer anderen Art (Heterogonie) ebenfalls unmöglich war. Die Annahmen des Heiligen Augustinus wurden nicht bestätigt.

Die Art spielte in Linnaeus' Denken niemals eine so wichtige Rolle wie die Gattung. Infolgedessen war er bei der Behandlung spezieller Arten in seinen taxonomischen Katalogen von Pflanzen (*Species Plantarum*) und von Tieren (*Systema Naturae*) häufig recht nachlässig. Die Zusammenstellungen von Arten in diesen beiden Arbeiten waren voller Fehler, was häufige Revisionen dieser Schriften erforderlich machte.

Die Beobachtungen der Naturforscher, die Erfordernisse des christlichen Glaubens und das Dogma des Essentialismus – sie alle führten zu der gleichen Schlußfolgerung, nämlich der Existenz gut definierter und völlig konstanter Arten. Diese Vorstellung hatte während der darauffolgenden hundert Jahre einen enormen Einfluß. Solange man davon überzeugt war, daß die Arten mit Leichtigkeit zu anderen Arten werden konnten (Heterogonie) oder ebenso leicht durch Urzeugung entstanden, konnte die ganze Frage einer Evolution gar nicht aufkommen. Poulton (1903), Mayr (1957) und Zirkle (1959) haben darauf aufmerksam gemacht, daß das Beharren von Linnaeus auf der Realität, scharfen Abgrenzung und Konstanz der Arten vielleicht mehr dazu beitrug, spätere Studien der Evolution zu ermutigen, als wenn er sich der traditionellen Überzeugung von der leichten Veränderlichkeit der Arten angeschlossen hätte. Aus seinem Artbegriff ergab sich ein Widerspruch zwischen den vielen Anzeichen von Evolution in der Natur und der scheinbaren Konstanz der Arten – ein Widerspruch, der gelöst werden mußte.

Kurioserweise verleugnete Linnaeus in seinem späteren Leben den typologischen Artbegriff konstanter Arten, der unter seinem Namen so wohlbekannt ist. Er entfernte die Aussage „nullae species novae“ (keine neuen Arten) aus der 12. Auflage seines *Systema Naturae* (1766) und strich in seiner eigenen Kopie der *Philosophia Botanica* die Worte „Natura non facit saltus“ durch (Hofsten, 1958). Verantwortlich für diese Wandlung seiner Vorstellungen war eine Reihe von Entdeckungen in der Botanik (Zimmermann, 1953, S. 201–210). Zuerst entdeckte er eine auffallende Mutation der Blütenstruktur (*Peloria*) an der Pflanze *Linaria*, von der er angenommen hatte, sie sei eine neu entstandene gute Art und Gattung, und später fand er eine Reihe mutmaßlicher Arthybriden. Das veranlaßte ihn zu der sonderbaren Ansicht, daß zu Beginn vielleicht nur Gattungen geschaffen worden waren, und daß die Arten das Resultat von Kreuzungen zwischen diesen Gattungen seien. Diese Hypothese war nicht nur unvereinbar mit allem, was er vor-

her gesagt und geglaubt hatte, sondern stand auch in völligem Gegensatz zum Essentialismus. Es überrascht nicht, daß Linnaeus sofort scharf von allen Seiten angegriffen wurde, denn die Erzeugung neuer Essenzen durch Bastardierung war für jeden konsequenten Essentialisten einfach undenkbar. Niemand vertrat diesen Standpunkt energischer als Kölreuter, der in einer Serie von Experimenten (1761–1766) nachwies, daß neu erzeugte zwischenartige Hybriden keine konstanten neuen Arten, sondern äußerst veränderlich sind, und daß sie durch fortwährendes Rückkreuzen wieder zu den Elternarten werden können (Olby, 1966) [7]. Diese späte Ideen von Linnaeus wurden in der darauffolgenden Epoche fast völlig vergessen und hatten allem Anschein nach keinerlei Einfluß auf das zukünftige Evolutionsdenken.

Sein Zeitgenosse Michel Adanson vertrat, so revolutionär sein Denken zum Teil auch war, einen völlig orthodoxen Artbegriff. Er führte eine sorgfältige Analyse des Artproblems durch und kam dann zu dem Schluß, „daß die Transmutation von Arten bei Pflanzen ebenso wenig stattfindet wie bei Tieren, und daß es dafür nicht einmal bei den Mineralien einen unmittelbaren Beweis gibt, woraus das anerkannte Prinzip folgt, daß die Konstanz bei der Bestimmung einer Art essentiell ist“ (1769, S.418). Dieses Zitat zeigt besonders gut, welch ein formalistisches und unbiologisches Artkonzept selbst von scharfsinnigen und ansonsten vorurteilsfreien Biologen vertreten wurde.

In der Zeit nach Linnaeus wurde der essentialistische Artbegriff von den Taxonomen fast einstimmig übernommen. Er postulierte vier Artmerkmale: (1) Arten bestehen aus ähnlichen Individuen, die dieselbe Essenz gemeinsam haben; (2) jede Art ist von allen anderen durch eine scharfe Diskontinuität getrennt; (3) jede Art ist in der Zeit konstant und (4) es gibt strenge Grenzen für die mögliche Variation jeder einzelnen Art. Dieses war, zum Beispiel, Lyells Artbegriff.

Buffon

In seinen Überlegungen über die Art kam Georges Louis Buffon, obwohl zeitlich vor Linnaeus und Cuvier, dem heutigen Denken näher als diese. Es ist nicht leicht, Buffons Gedanken über die Artfrage knapp zusammenzufassen; nicht nur, weil sie über zahlreiche Bände seiner *Histoire Naturelle* verstreut sind, sondern auch, weil sich seine Denkweise mit der Zeit – von seiner ersten Aussage im Jahre 1749 bis zu seiner letzten 1766 – geändert hat. Verschiedene Buffon-Forscher haben daher unterschiedliche Auslegungen vorgelegt [8].

Buffons erste Aussagen über die Art hatten einen stark nominalistischen Beigeschmack und scheinen mehr Gewicht auf die Existenz von Individuen als von Arten zu legen und darüber hinaus die Kontinuität unter ihnen zu unterstreichen: „Die Natur schreitet in unbekannten Stufenfolgen voran und unterwirft sich folglich nicht unseren absoluten Aufteilungen, wenn sie mit unmerklichen Nuancen von einer Art zur anderen und häufig von einer Gattung zu einer anderen übergeht. Es gibt unvermeidlich eine große Zahl zweifelhafter Arten und dazwischenliegender Exemplare, bei denen man nicht weiß, wo man sie hintun soll“ (*Oeuvr. Phil.*, S. 10).

Eigentlich war diese Feststellung im ersten Band der *Histoire Naturelle* Teil einer Attacke auf das Linnaeische System, und in zwei anderen Bänden desselben Werkes (die alle drei gleichzeitig im Jahre 1749 veröffentlicht wurden) vertrat Buffon die Vorstellung von konstanten, gut abgegrenzten Arten. Wenn es auch von mehreren Spezialisten ge-

leugnet wird, so verstand Buffon die Arten dennoch essentialistisch. Jede Art war durch einen artspezifischen *moule intérieur* gekennzeichnet, der, wenn auch auf andere Weise abgeleitet, dennoch viele Eigenschaften mit Platons *eidos* gemeinsam hatte. Außerdem war jede Art deutlich von allen anderen Arten getrennt:

In der Natur besteht in jeder Art ein allgemeiner Prototyp, nach dem alle Individuen geformt werden. Bei ihrer Verwirklichung werden die Individuen jedoch je nach den Umständen verändert oder verbessert. In bezug auf bestimmte Merkmale zeigt sich dann eine Unregelmäßigkeit in der äußeren Erscheinung bei der Aufeinanderfolge von Individuen, doch gleichzeitig besteht eine auffallende Konstanz, wenn man die Art als Ganzes betrachtet. Das erste Tier, das erste Pferd beispielsweise, war das äußere Modell und die innere Gußform, nach der alle vergangenen, gegenwärtigen und zukünftigen Pferde geformt worden sind und noch geformt werden (*Hist. nat.* IV, S. 215–216).

Für Buffon war diese Aufeinanderfolge von Individuen das wichtigste Merkmal von Arten, da jede dieser Abfolgen streng von allen anderen getrennt ist:

In der charakteristischen Formenvielfalt der Arten sind dann also die Zwischenräume zwischen den Nuancen der Natur am besten bemerkbar und am stärksten ausgeprägt. Man könnte sogar sagen, daß diese Zwischenräume zwischen Arten die einheitlichsten und am wenigsten variablen von allen sind, da man immer eine Linie zwischen zwei Arten ziehen kann, d. h. zwischen zwei Abfolgen von Individuen, die sich nicht miteinander reproduzieren können. Diese Unterscheidung ist die stärkste, die wir in der Naturgeschichte haben. ... Jede Art – jede Aufeinanderfolge von Individuen, die sich erfolgreich miteinander fortpflanzen können – wird als eine Einheit betrachtet und getrennt behandelt werden. ... Die Art ist also lediglich eine konstante Aufeinanderfolge ähnlicher Individuen, die sich miteinander reproduzieren können (*Hist. Nat.* IV, S. 384–385).

Als Ergänzung zu Rays Kriterium, der gezeigt hatte, daß außerordentlich verschieden aussehende Organismen derselben Art angehören konnten, wenn sie von einem gemeinsamen Vorfahren abstammten, entdeckte Buffon ein Kriterium, anhand dessen man entscheiden konnte, ob zwei sehr ähnliche „Sorten“ verschiedene „Arten“ waren oder nicht. Ein Beispiel: Sind Esel und Pferd eine Art? Seine Antwort war: Individuen, die keine fortpflanzungsfähigen Nachkommen erzeugen können, gehören zu verschiedenen Arten. „Wir sollten zwei Tiere als zu derselben Art gehörig betrachten, wenn sie sich mittels Kopulation fortpflanzen und die Ähnlichkeit der Art beibehalten können; und wir sollten sie als zu verschiedenen Arten zugehörend ansehen, wenn sie unfähig sind, auf diese Weise Nachkommenschaft zu erzeugen“ (*Hist. Nat.* II, S. 10). „Eine Art ist eine konstante Aufeinanderfolge ähnlicher Individuen, die sich miteinander fortpflanzen können“ (S. 385). Das auffallend Neue an Buffons Artbegriff ist, daß das Kriterium der Zugehörigkeit zur gleichen Art nicht mehr, wie bei Ray, in der Bandbreite morphologischer Variation bei den Nachkommen eines Elternpaares besteht, sondern vielmehr in ihrer Fähigkeit, fruchtbare Nachkommen zu erzeugen. Durch Einführen dieses völlig neuen Kriteriums hatte Buffon einen großen Schritt vorwärts in Richtung auf den biologischen Artbegriff getan. Da er jedoch die Arten für konstant und nicht veränderlich hielt, vertrat er noch immer den essentialistischen Artbegriff.

Noch in einem zweiten Aspekt unterscheidet sich Buffon von Linnaeus und anderen orthodoxen Taxonomen; er mißt den morphologischen Merkmalen geringeres Gewicht bei und betont dagegen Verhalten, Temperament und Instinkt, die er für weitaus wichtigere Artmerkmale hielt als rein strukturelle Züge. Es ist nicht genug, so stellt er fest, eine Art anhand einiger weniger Schlüsselmerkmale zu identifizieren; wenn man ein Tier kennenlernen will, so muß man alle seine Merkmale kennen. Niemand nahm diese Empfehlung ernster als die Feldforscher, und die große Blüte der Naturgeschichte lebender Tiere, insbesondere der Vögel, in den darauffolgenden Generationen verdankt Buffons Begriffen sehr viel. Man kann eine Art immer anhand von Merkmalen ihrer Lebensgeschichte erkennen. Im Gegensatz zu der Gattung von Linnaeus, die ein rein willkürliches Constructum ist, ist eine Art daher etwas Natürliches und Reales.

In späteren Jahren seines Lebens (nach 1765) wandelte Buffon seinen Artbegriff etwas ab, indem er das Wort „Art“ in einem engeren und recht eingeschränkten Sinn definierte (Roger, 1963, S. 576). Als er, insbesondere durch das Studium der Vögel, erkannte, daß es eng verwandte Gruppen von Arten gab, deren einige offenbar fruchtbare Bastarde hervorbrachten, schrieb er diesen Art„familien“ diejenigen Attribute zu, die er zuvor lediglich den Arten vorbehalten hatte. Doch er behielt gleichzeitig seine Vorstellung von wohl-definierten Arten auf einer niedrigeren Ebene bei. Dieses tastende Suchen nach einem neuen Artkonzept nahm den Gedanken vorweg, Artgruppen könnten aufgrund der Abstammung von gemeinsamen Vorfahren eine Einheit sein; aber das hatte anscheinend keinen bleibenden Einfluß auf seine Leser und spielte in der späteren Geschichte des Artbegriffs keine weitere Rolle.

Andererseits übte Buffons recht „biologische“ Auffassung der Art einen wichtigen Einfluß aus. Zimmermann (1778, I, S. 130/131) folgt seiner eigenen Aussage zufolge Buffon, Blumenbach und Spallanzani in der Übernahme der wechselseitigen Kreuzbarkeit als Artkriterium, und faßt alle Hunde zu einer einzigen Art zusammen, „einmal, weil sie sich alle untereinander begatten, und, was das wichtigste ist, fruchtbare Junge zeugen; zweitens, weil alle diese Rassen einerlei Triebe, gleiche Menschenliebe haben und gleicher Zähmung fähig sind.“ Wie aus den Schriften von Pallas, Gloger, Faber, Altum und den besten Naturforschern des 19. Jahrhunderts hervorgeht, war ein derartiger biologischer Artbegriff zwischen 1750 und 1860 weitverbreitet. Gleichzeitig gab es jedoch auch einen streng essentialistischen Begriff, insbesondere unter den Sammlern, die jede Variante als eine neue Art beschrieben. Pfarrer C. L. Brehm benannte in seinem kleinen, thüringischen Dorf nicht weniger als vierzehn Haussperlings„arten“; ein französischer Spezialist für Süßwassermuscheln gab den Varianten einer einzigen Art mehr als 250 Artnamen. Für diese Autoren waren Arten Typen, und jede Betrachtung der Art als Population war ihrem Denken fremd. Diese Auffassung von Arten wird in der systematischen Literatur häufig als typologisches Artkonzept bezeichnet. Es gibt kaum ein höheres Tier- und Pflanzentaxon, in dem nicht ein oder zwei „Artmacher“ aktiv gewesen wären, die für Hunderte und Tausende von Synonymen verantwortlich sind (Mayr, 1969, S. 144–162).

In der Botanik wurde die Variation vielleicht sogar noch mehr als in der Zoologie als Entschuldigung für die Beschreibung unzähliger neuer Arten benutzt, insbesondere bei sogenannten „schwierigen“ Gattungen wie *Rubus* oder *Crataegus*. Die Lage verschärfte sich dadurch, daß es die Botaniker fast universell unterließen, terminologisch zwischen individuellen und geographischen Varietäten zu unterscheiden. Ein erster Anfang zum Besseren war, als der Internationale Botanikerkongreß 1867 den von Alphonse de Can-

dolle vorgebrachten Vorschlag annahm, Unterarten, Varietäten und andere Unterteilungen von Arten anzuerkennen. In den darauffolgenden Jahren trugen die Veröffentlichungen von Kerner (1866; 1869) und Wettstein (1898) zur Klärung der Lage bei. Doch selbst nach dem Entstehen der neuen Systematik gab es immer noch allzu viele Botaniker, die den Ausdruck „Varietät“ unterschiedslos für geographische Populationen und für Varianten innerhalb einer Population benutzten.

Der nominalistische Artbegriff

Der Widerstand gegen den essentialistischen Artbegriff entwickelte sich an zwei Fronten, unter den Naturforschern und unter den Philosophen. Die einflußreichsten Philosophen Anfang und Mitte des 18. Jahrhunderts waren Leibniz und Locke; keiner von beiden war glücklich mit dem Begriff gut umrissener, scharf getrennter Arten. Locke leugnete die Existenz von Arten zwar nicht unbedingt, doch sagte er: „Ich halte es nichtsdestoweniger für wahr, daß die Grenzen, nach denen die Menschen die Arten sortieren, menschengemacht sind.“ Er rief aus, er könne nicht einsehen, warum zwei Hunderassen „nicht ebenso verschieden sind wie ein Spaniel und ein Elefant ... so ungewiß sind die Grenzen der Tierarten für uns.“

In der Epoche nach Leibniz begannen die Vorstellungen von vielfältiger Fülle und Kontinuität das abendländische Denken zu beherrschen (Lovejoy, 1936, S. 229–241); da hinein paßten die Begriffe von diskontinuierlichen systematischen Kategorien, einschließlich der Artkategorie, nicht mehr, und die Philosophen zogen sich auf eine nominalistische Definition zurück. Für den Nominalisten gibt es nur Individuen, während Arten oder jede andere „Klasse“ von Menschen gemachte Konstrukte sind.

Der Nominalismus, eine mittelalterliche philosophische Schule, lehnte die Vorstellung des Essentialismus ab, ähnliche Dinge hätten die gleiche Substanz (Essenz) gemeinsam; stattdessen behauptete er, Klassen ähnlicher Dinge hätten nichts anderes miteinander gemein als einen Namen. Diese Auslegung wurde von mehreren Autoren des 18. Jahrhunderts auch auf die Arten angewandt (Crombie, 1950). So behauptete Robinet: „Es gibt nur Individuen, und keine Reiche oder Klassen oder Gattungen oder Arten“ (*De la nature*, IV, S. 1–2). Ähnliche Aussagen finden sich in den Schriften mehrerer französischer Naturforscher, angefangen mit dem ersten Bande Buffons (1749) und weiter in den Werken von Lamarck (Burckhardt, 1977) und Lacépède (1800).

Buffon gab diesen Begriff rasch wieder auf (wenn er überhaupt jemals richtig davon überzeugt war), und die anderen Naturforscher wie Lamarck und Lacépède behandelten die Arten in ihren eigentlichen taxonomischen Abhandlungen durchaus orthodox. In seinen späteren Lebensjahren (1817) war Lamarck immer mehr von der Bedeutung der Arten überzeugt. Er unterstrich, daß die Art bei unbelebten Objekten etwas ganz anderes sei als bei Organismen. Arten von Lebewesen sind komplexe Systeme heterogener Moleküle, und das erklärt ihre Variations- und Veränderungsfähigkeit. Schließlich stellte er Fragen über ihren evolutiven Wandel und ob „sie sich nicht vervielfältigten und auf diese Weise ihre Mannigfaltigkeit erhielten“. Diese prophetische Artauffassung war von Lamarcks früherer nominalistischer Behauptung, es existierten lediglich Individuen, weit entfernt [9].

Der nominalistische Artbegriff blieb während des gesamten 19. Jahrhunderts bei den Botanikern beliebt. Zu ihren Hauptverfechtern gehörten Schleiden und Nägeli. Als Beweis zur Bestätigung dieser Vorstellung wurden am häufigsten „unklare“ Gattungen wie

Rubus und *Hieracium* angeführt. Auch bei den Paläontologen war der nominalistische Artbegriff verbreitet, insbesondere bei Autoren, die mit „Artefakten“ wie den Conodonten arbeiteten, wo die Abgrenzung in der Tat oft schwierig ist. Innerhalb des letzten Jahrzehnts veröffentlichten prominente Botaniker (etwa Cronquist) und Paläontologen (etwa A. B. Shaw) geistreiche Plädoyers zugunsten der Artauffassung als einer rein willkürlichen Konvention. Der Botaniker Bessey (1908) sprach das besonders gut aus: „Die Natur produziert Individuen und nichts weiter ... Arten haben in der Natur keine tatsächliche Existenz. Sie sind Konzepte des menschlichen Geistes und nicht mehr ... Arten sind erfunden worden, damit wir auf eine große Zahl von Individuen kollektiv Bezug nehmen können [10].“ Es gibt jedoch einige jüngere Gegner des biologischen Artbegriffs (beispielsweise Sokal und Crovello, 1970), die im Grunde nominalistische Ideen vertreten. Allerdings sind sie in der Minderheit. Die Beweise für die Existenz spezifischer Diskontinuitäten zwischen sympatrischen natürlichen Populationen sind so überzeugend, daß die meisten Erforscher von lokalen Faunen und Floren den biologischen Artbegriff übernommen haben.

Die Autoren des 18. und 19. Jahrhunderts, die mit dem essentialistischen Artbegriff unzufrieden waren, übernahmen den nominalistischen Begriff nicht unbedingt, weil sie von seiner Überlegenheit beeindruckt waren, sondern einfach, weil sie sich keine Alternative vorstellen konnten. Mit Auftreten des biologischen Artbegriffs verlor der nominalistische Begriff diesen Vorteil, und er ist heute, zumindest unter Biologen, nicht mehr aktuell.

Darwins Artbegriff

Bei keinem anderen Autor kommt das Ringen um den Artbegriff so deutlich zum Ausdruck wie bei Darwin. Die Art, die er als Sammler und Naturforscher in Shrewsbury, Edinburgh und Cambridge vorfand, war die typologische, „nicht-dimensionale“ Art der Lokalfaunen. Das war auch das Artkonzept seiner käfersammelnden Freunde sowie Henslows und Lyells Art (Mayr, 1972b). Es war immer noch sein Artbegriff, als er am 16. September 1835 auf den Galápagos-Inseln anlegte. Die *Beagle* besuchte vier Inseln (Chatham, Charles, Albemarle und James), die alle nicht weiter als hundert Meilen voneinander entfernt waren. Da Darwin niemals zuvor mit geographischer Variation zu tun gehabt hatte, hielt er es für selbstverständlich, daß die Faunen aller dieser benachbarten Inseln dieselben sein würden und etikettierte offenbar alle seine Exemplare einfach als „von den Galápagos-Inseln kommend“ (Sulloway, 1982). Die Tatsache, daß die einheimische spanische Bevölkerung bei den Riesenschildkröten jede Inselrasse voneinander unterscheiden konnte, machte auf Darwin, dessen wissenschaftliches Interesse zu jener Zeit sehr stark der Geologie galt, anscheinend zuerst nur wenig Eindruck. Als er anschließend seine Vogelsammlung sortierte, stand er vor der Frage, wie er die Population auf den verschiedenen Inseln klassifizieren sollte. Zum Beispiel gibt es auf jeder der Galápagos-Inseln eine Spottdrossel (*Mimus*), doch weisen die Vögel auf jeder Insel gewisse Unterschiede gegenüber den Vögeln von den meisten anderen Inseln auf. Sind die Bewohner der verschiedenen Inseln unterschiedliche Arten oder sind sie Varietäten? Dies war die Frage, die Darwin stellte. Es bestand kein Zweifel daran, daß sie unterschiedliche Taxa waren, waren doch die Unterschiede sichtbar und beschreibbar. Das Problem war eine Frage des Einstufens, d. h. des Einordnens in die richtige Kategorie. Man muß dies im Gedächtnis behalten, wenn man Darwins Aussagen über Arten analysiert. Sogar

noch wichtiger ist, sich darüber klar zu werden, daß sich Darwins Artbegriff in den vierziger und fünfziger Jahren des 19. Jahrhunderts erheblich änderte (Kottler, 1978; Sullo-way, 1979). In den dreißiger Jahren waren seine Vorstellungen von Art und Speziation durch das zoologische Beweismaterial bestimmt. Ja, er betrachtete die Art als Fortpflanzungsgemeinschaft. Daß Darwin zu jener Zeit eine solche Auffassung von der Art hatte, war den Darwinforschern bis zur Wiederentdeckung seiner Notizbücher unbekannt geblieben. Dort schrieb Darwin zum Beispiel: „Meine Definition der Art hat nichts mit dem Hybridismus zu tun, ist einfach ein instinktiver Impuls, sich getrennt zu halten, der zweifellos überwunden werden wird [andernfalls würden keine Hybriden produziert]; bis dies aber eintritt, sind diese Tiere getrennte Arten“ (NBT, C, S. 161) [11]. Hier haben wir eine unmißverständliche Beschreibung der Fortpflanzungsisolations, die durch ethologische Isolationsmechanismen aufrechterhalten wird. Es gibt in den Notizbüchern wiederholte Hinweise auf wechselseitige „Abneigung“ der Arten gegenüber interspezifischer Kreuzung. „Die Abneigung von zwei Arten einander gegenüber ist offensichtlich ein Instinkt; und dies verhindert die Kreuzung“ (B, S. 197). „Definition von Art: eine, die im allgemeinen gemeinsam mit anderen Wesen von sehr ähnlicher Struktur konstante Merkmale beibehält“ (B, S. 213). In diesen Notizbüchern betonte Darwin wiederholte Male, Artstatus habe wenig mit dem Grad an Unterschiedlichkeit zu tun. „So können Arten gute Arten sein und sich kaum in irgendeinem äußeren Merkmal unterscheiden“ (B, S. 213). Hier bezieht er sich auf die beiden Zwillingsarten (sibling species) des Laubsängers *Phylloscopus trochilus* (*collybita* und *sibilatrix*), die von Gilbert White 1768 in England entdeckt worden waren, und die so ähnlich sind, daß sie von den Taxonomen erst 1817 formell anerkannt wurden. Es ist keine Übertreibung, zu behaupten, daß die Vorstellung, die Darwin in den dreißiger Jahren des 19. Jahrhunderts von der Art hatte, dem modernen biologischen Artbegriff sehr nahekommt.

Nimmt man dann Darwins *Origin of species* aus dem Jahre 1859 zur Hand und liest, was dort über die Art gesagt wird, so kommt es einem so vor, als habe man es mit einem völlig anderen Autor zu tun (Mayr, 1959b). Da dies der Darwin ist, wie er der Welt von 1859 bis zur Wiederentdeckung der Notizbücher bekannt war, ist es von historischer Bedeutung zu zitieren, was Darwin im *Origin of Species* sagte:

Keine einzige Deutung hat alle Naturforscher befriedigen können, indessen weiß jeder im allgemeinen, was mit dem Ausdruck „Art“ gemeint ist. (S. 44)

Soll daher entschieden werden, ob eine Form als Art oder als Varietät einzureihen ist, so scheint mir das gesunde Urteil und die reiche Erfahrung des Naturforschers der einzige Führer zu sein, dem man folgen kann. (S. 47)

Aus dem Gesagten geht nun hervor, daß ich die Bezeichnung „Art“ für willkürlich halte, gewissermaßen aus Bequemlichkeit auf eine Reihe von Individuen angewendet, die einander sehr ähnlich sind, daß sie also von der Bezeichnung „Varietät“ für die minder unterschiedlichen und mehr schwankenden Formen nicht wesentlich abweicht. (S. 52, siehe auch S. 469)

Die Größe des Unterschiedes ist daher ein wichtiges Merkmal für die Bestimmung, ob zwei Formen als Arten oder als Varietäten zu gelten haben (S. 56–57).

Varietäten haben dieselben allgemeinen Merkmale wie Arten, da „Varietäten von Arten nicht unterschieden werden können“ (engl. Ausgabe, S. 58; sowie eine ähnliche Aussage auf S. 175).

Jedenfalls läßt sich feststellen, daß weder Unfruchtbarkeit noch Fruchtbarkeit einen sicheren Unterschied zwischen Arten und Varietäten bilden (S. 248).

Kurzum: wir werden die Arten genauso behandeln, wie jene Naturforscher, nach deren Meinung die Gattungen nur künstliche, der Bequemlichkeit wegen gebildete Zusammenstellungen sind (S.485).

In einem Brief an Hooker (24. Dezember 1856) schrieb Darwin:

„Ich habe jetzt eben die verschiedenen Definitionen von Species verglichen. Es ist wirklich zum Lachen, wenn man sieht, was für verschiedene Ideen in den Köpfen verschiedener Naturforscher vorherrschen, wenn sie von ‚Species‘ sprechen; bei einigen gilt Ähnlichkeit über Alles und Abstammung ist von geringem Gewicht, – bei einigen wieder scheint Ähnlichkeit gar nichts zu gelten und Erschaffung ist die beherrschende Idee, – bei einigen ist Abstammung der Schlüssel, – bei einigen ist Unfruchtbarkeit ein untrügliches Zeugnis, bei anderen ist sie nicht einen Heller werth. Ich glaube, das Alles kommt daher, daß man versucht das Undefinierbare zu definieren“ (LLD, II, S.88).

Was konnte Darwin wohl zu dieser völligen Kehrtwendung in bezug auf sein Artkonzept veranlaßt haben? Seine Lektüre wie auch seine Korrespondenz zu jener Zeit lassen darauf schließen, daß er nach 1840 und insbesondere seit den fünfziger Jahren zunehmend von der botanischen Literatur und der Korrespondenz mit seinen Botanikerfreunden beeinflusst war. Er sagt selbst, daß „Alle meine Vorstellungen, darüber, wie Species sich verändern, aus lange fortgesetztem Studium der Werke von (und der Unterhaltung mit) Landwirten und Gärtnern hergeleitet worden sind“ (LLD, II, 79). Vielleicht kein anderer Botaniker beeinflusste Darwins Denken mehr als William Herbert, der unter anderem sagte: „Es gibt keine wirkliche oder natürliche Trennungslinie zwischen Arten und permanenten oder erkennbaren Varietäten ... noch gibt es irgendwelche Merkmale, auf die man sich zuverlässig stützen kann, um sagen zu können, ob zwei Pflanzen als Arten oder Varietäten unterscheidbar sind“ (1837, S.341). Fast genau gleichlautende Aussagen kann man seit jener Zeit bis heute in der botanischen Literatur finden. Nur selten wird der Versuch unternommen, zwischen sympatrischen und allopatrischen Situationen zu unterscheiden. Herbert gestand der Kreuzbefruchtung keinen Vorrang gegenüber dem Grad morphologischer Ähnlichkeit zu, da er glaubte, „daß die Fruchtbarkeit des Bastards oder gemischter Nachkommen mehr von der konstitutionsmäßigen [was auch immer das bedeuten mag!] als von den näheren botanischen Ähnlichkeiten der Eltern abhängt“ (1837, S.342). Nicht die Fortpflanzungsisolation, sondern der Grad des Unterschieds war jetzt zum Maßstab des Artstatus geworden. Für Herbert war die Gattung die einzige „natürliche“ Kategorie.

Viele von Darwins Aussagen sind völlig berechtigt, wenn man das Wort „Varietät“ mit „geographisches Isolat“ übersetzt. Es ist heute ebenso wahr wie zu Darwins Tagen, daß die Einordnung geographischer Isolate, insbesondere jener, die deutlich ausgeprägt sind, willkürlich ist. Es gibt buchstäblich Hunderte, wenn nicht Tausende geographischer Isolate unter den Vögeln, die noch 1970 von einigen Ornithologen als Arten und von anderen als Unterarten eingeordnet wurden.

Wenn Darwin nichts anderes hätte sagen wollen, als daß es schwierig und häufig unmöglich ist, isolierte Populationen rangmäßig einzuordnen, so hätte niemand etwas daran aussetzen können. Geographisch isolierte Populationen sind in der Tat beginnende Arten. Leider bediente sich Darwin einer streng typologischen Sprache und brachte dadurch, daß er Ausdrücke wie „Formen“ und „Varietäten“ verwandte statt „Individuen“ oder „Populationen“, eine verwirrende Doppeldeutigkeit ins Spiel. Abgesehen davon

benutzte er den Ausdruck „Varietät“, statt ihn durchgehend für geographische Rassen zu verwenden, häufig, insbesondere in seinen späteren Schriften, zur Bezeichnung einer Variante oder individuellen Abweichung. Durch diese Erweiterung der Bedeutung des Wortes „Varietät“ warf er zwei völlig verschiedene Speziationsmodi zusammen, nämlich die geographische und die sympatrische Speziation.

Nach einem kurzen Blick auf die Aussagen, die Darwin im *Origin of species* über die Arten macht, könnte man den Eindruck gewinnen, er habe sie für etwas völlig Willkürliches gehalten, das lediglich für die Bequemlichkeit der Taxonomen erfunden worden sei. Einige seiner Bemerkungen erinnern an Lamarcks Feststellung, es gäbe keine Arten, sondern lediglich Individuen. Und doch behandelten beide Männer bei ihrer taxonomischen Arbeit (Lamarck an Mollusken, Darwin an Rankenfüßern) die Arten in völlig orthodoxer Weise, als ob sie eben so viele unabhängige Schöpfungen wären. Und dies war völlig legitim, wenn ich das hinzufügen darf, denn in diesen taxonomischen Monographien beschrieben sie Arttaxa, und war dabei die Definition der Artkategorie, von Grenzfällen abgesehen, eine irrelevante Überlegung.

Irgendwie war Darwin sehr mit sich selbst zufrieden, daß er das Artproblem „gelöst“ hatte: Da Arten sich fortwährend weiterentwickeln, können sie nicht definiert werden, sie sind rein willkürliche Bezeichnungen. Der Taxonom hat sich nicht länger den Kopf darüber zu zerbrechen, was eine Art ist: „Wenn die Ansichten, die ich in diesem Werk entwickelte ... allgemein angenommen werden, so ... werden die Systematiker nicht mehr von Zweifeln geplagt werden, ob diese oder jene Formen echte Arten seien, und das bedeutet für sie, wie ich aus Erfahrung weiß, keine kleine Erleichterung“ (S.484). Hier haben wir die Erklärung dafür, warum sich Darwin nicht länger darum bemühte, zu definieren, was eine Art ist. Er behandelte sie rein typologisch als etwas, das durch „Unterschiedsgrade“ gekennzeichnet war. Wie Ghiselin (1969, S.101) völlig richtig bemerkt, „gibt es keinen soliden Beweis dafür, daß Darwin die Arten als fortpflanzungsmäßig isolierte Populationen begriff“. Das trifft mit Sicherheit auf die Zeit zu, in der er den *Origin of species* schrieb.

Man muß sich außerdem ins Gedächtnis rufen, daß Darwin in diesem Werk das Artproblem im Zusammenhang mit der Frage der allmählichen Entstehung von Arten behandelte. Es bestand für ihn eine starke, wenn auch vielleicht unbewußte Motivation, nachzuweisen, daß die Arten nicht so konstant und deutlich getrennt waren, wie sie nach den Behauptungen der Verfechter des Schöpfungsglaubens sein sollten. Denn wie konnten sie das Resultat allmählicher Veränderung durch natürliche Zuchtwahl sein, wenn es stimmte, was Darwins Gegner noch während der folgenden hundert Jahre weiterbehaupteten, daß nämlich die Arten scharf abgegrenzte und durch „unüberbrückbare Lücken“ getrennte Gebilde seien? Somit war es eine gute Strategie zu leugnen, Arten seien deutlich getrennt. Vieles ließ sich zur Bestätigung dieser Behauptung anführen, sobald man die Arten einfach durch Unterschiedsgrade und nicht durch Fortpflanzungsisolation definierte, vorausgesetzt, man machte keinen Unterschied zwischen geographischen und populationsinternen „Varietäten“. Wenn man die Art so versteht, ist die Entstehung neuer Arten kein unüberwindliches Problem. Allerdings bildete Darwins Überwechseln von seinem Artbegriff der dreißiger Jahre zu dem der fünfziger Jahre die Grundlage für Kontroversen, die ein Jahrhundert lang anhalten sollten.

Das Entstehen des biologischen Artbegriffs

Die Veröffentlichung von Darwins *Origin of Species* stürzte alle in ein schreckliches Dilemma, die sich mit dem Studium der Arten befaßten. Es war offensichtlich, daß die Arten von gemeinsamen Vorfahren abstammten und zwar, wie Darwin behauptete, durch einen langsamen, allmählichen Prozeß. Doch die Erforscher der lokalen Faunen und Floren wußten aus ihrer Erfahrung, daß die Arten in der Natur durch unüberbrückbare Lücken getrennt sind und keineswegs aus willkürlichen Ansammlungen von Exemplaren bestanden, wie es Darwin in seinem Werk zu behaupten schien. Folglich behandelte man die Arten weiterhin so, als hätte niemand eine Evolutionstheorie aufgestellt. Unter den Museumstaxonomen herrschte weiterhin die essentialistische Artinterpretation (Stresemann, 1975). Man bezeichnete sie als *morphologischen Artbegriff*, da der Grad des morphologischen Unterschieds als das Kriterium benutzt wurde, zu entscheiden, ob bestimmte Individuen derselben oder anderen Arten angehörten. Noch 1900 vertrat eine Gruppe führender britischer Biologen und Taxonomen, unter ihnen Ray Lankester, W. F. R. Weldon, William Bateson und A. R. Wallace, einstimmig eine rein morphologische Artdefinition (Cock, 1977). Die Definition von Wallace, „eine Art ist eine Gruppe von Individuen, die innerhalb bestimmter Variationsgrenzen ihnen gleiche Nachkommen erzeugen und die mit den ihnen am nächsten verwandten Arten nicht durch kaum merkbare Variationen verbunden sind“, würde jede isolierte geographische Rasse in den Rang getrennter Arten erheben. Wann immer man auf Variation stieß, wandte man Rays Rezept an, d.h. man betrachtete das als konspezifisch, was auch in der Nachkommenschaft eines einzigen Elternpaares vorkommen kann. Nicht nur wurde dieser Artbegriff von der Mehrheit der Taxonomen angenommen, er herrschte auch bei den experimentell arbeitenden Biologen vor. De Vries' Arten der *Oenothera* gründeten sich auf eine derartige morphologische Definition, und noch vor relativ kurzer Zeit (1957) weigerte sich Sonneborn, die „Varietäten“ von *Paramecium* als Arten zu bezeichnen, obwohl es aufgrund ihrer biologischen Merkmale und ihres Fortpflanzungsverhaltens mehr als deutlich war, daß sie in Wirklichkeit getrennte Arten waren; Sonneborn gab das schließlich selbst zu [12].

Dem morphologischen Artbegriff weit überlegen war ein anderes Konzept, das sich überall in den Schriften der mit Feldforschung befaßten Naturforscher fand. Autoren wie F. A. Pernau (1660–1731) und Johann Heinrich Zorn (1698–1748) studierten jeden einzelnen Aspekt der Biologie der Vögel in ihrer Umgebung und hegten niemals Zweifel daran, daß sie alle gut abgegrenzten Arten angehören, die von allen anderen durch biologische Merkmale (Gesang, Nest, Vogelzugmuster etc.) und Fortpflanzungsisolierung getrennt sind. Zorn stand, wie Ray, auf dem Boden der Tradition der Naturtheologie, und in den darauffolgenden 150 Jahren wurde die glänzendste Arbeit über Arten in der Natur von Naturtheologen geleistet. Tatsächlich waren die hervorragendsten Vogelforscher während dieser Zeit, Gilbert White, C. L. Brehm und Bernard Altum Pfarrer oder Prediger (Stresemann, 1975). Auch bei der Erforschung der Insektenarten in der Natur lagen die Naturtheologen, zum Beispiel William Kirby, vorn. Diese Tradition der mit Feldbeobachtungen arbeitenden Naturforscher führte später, als sie Selbstbewußtsein und Wissenschaftlichkeit erlangt hatte, zur Entwicklung des biologischen Artbegriffs.

Das alte Artkonzept, das auf der metaphysischen Vorstellung einer Essenz beruhte, ist derart grundsätzlich verschieden von dem biologischen Begriff einer fortpflanzungsmäßig isolierten Population, daß ein allmählicher Übergang vom einen zum anderen

unmöglich war. Eine bewußte Ablehnung des essentialistischen Begriffs war notwendig. Erleichtert wurde dies dadurch, daß man klar eine Reihe von Schwierigkeiten erkannte, mit denen sich die Erforscher der Arten konfrontiert sahen, wenn sie das Kriterium des „Unterschiedsgrades“ anzuwenden suchten (Mayr, 1969, S.24–25). Die erste bestand darin, daß sich keine Beweise für die Existenz einer für die scharf umrissenen Diskontinuitäten in der Natur verantwortlichen grundlegenden Essenz oder „Form“ finden ließen. Mit anderen Worten: es gibt keine Möglichkeit, die Essenz einer Art zu bestimmen, und daher ist es auch nicht möglich, die Essenz in Zweifelsfällen als Maßstab zu benutzen. Die zweite Schwierigkeit ergab sich aus dem auffälligen Polymorphismus, d. h. dem Auftreten auffallend verschiedener Individuen in der Natur, für die jedoch aufgrund ihrer Fortpflanzungsgewohnheiten oder Lebensgeschichten nichtsdestoweniger nachgewiesen werden konnte, daß sie einer einzigen Fortpflanzungsgemeinschaft angehörten. Die dritte Schwierigkeit war die Umkehrung der zweiten, d. h. das Vorkommen in der Natur von „Formen“, die sich in ihrer Biologie (Verhalten, Ökologie) deutlich unterscheiden und fortpflanzungsmäßig voneinander getrennt sind, sich jedoch morphologisch nicht unterscheiden ließen (Zwillingsarten, sibling species, siehe unten).

Viele historische Diskussionen über den Artbegriff beeindruckten bei näherer Betrachtung dadurch, daß einige frühere Autoren einem biologischen Artbegriff geradezu quälend nahe gekommen waren. Einem modernen Biologen würde es scheinen, als sei es nur ein winziger Schritt von Rays veränderter essentialistischer Definition, „eine Art ist eine Ansammlung aller Varianten, die möglicherweise die Nachkommenschaft derselben Eltern sind“, bis zu einer Artdefinition, die allein auf der Vorstellung der Fortpflanzungsgemeinschaft aufbaut. Sogar noch näher kam Buffons Definition, „eine Art ist eine konstante Abfolge ähnlicher Individuen, die sich miteinander fortpflanzen können“ und deren Bastarde steril sind. Doch für Buffon waren die Arten in ihrer Essenz immer noch konstant. Girtanner (Sloan, 1978) und Illiger (Mayr, 1968) kamen in einigen ihrer Aussagen gleichfalls einer Darstellung der biologischen Art sehr nahe, waren aber unfähig, sich von dem essentialistischen Denkkorsett zu befreien. Das gleiche gilt für viele andere Autoren des 19. Jahrhunderts. Keiner machte den scheinbar kleinen Schritt, die Art im Sinne einer fortpflanzungsmäßig isolierten Ansammlung von Populationen zu definieren. Warum dauerte dies derart lange?

Der biologische Artbegriff hat drei Aspekte, die die Übernahme neuer Vorstellungen notwendig machten. Als erstes mußten Arten nicht als Typen, sondern als Populationen (oder Populationsgruppen) gesehen werden; diese Komponente setzte den Umschwung vom Essentialismus zum Populationsdenken voraus. Als zweites ist die Art nicht im Sinne des Unterschiedsgrades, sondern aufgrund ihrer Getrenntheit zu definieren, d. h. aufgrund der Reproduktionslücke. Und drittens sind die Arten nicht aufgrund von ihnen innewohnenden Eigenschaften, sondern im Verhältnis zu anderen neben ihnen bestehenden Arten zu definieren, wobei dieses Verhältnis sowohl ethologisch (sich nicht miteinander kreuzend) als auch ökologisch (nicht vernichtend miteinander konkurrierend) ausgedrückt wird. Übernimmt man diese drei Begriffsänderungen, so wird offensichtlich, daß der Artbegriff nur in der nicht-dimensionalen Situation sinnvoll ist: multi-dimensionale Überlegungen sind bei der Abgrenzung von Arttaxa, nicht aber beim Entwickeln des begrifflichen Maßstabes wichtig. Ebenso wird deutlich, daß der Begriff nicht deshalb biologisch genannt wird, weil er sich mit biologischen Taxa befaßt, sondern weil die Definition biologisch und auf Arten von unbelebten Gegenständen unanwendbar ist. Schließlich zeigt sich, daß man nicht Fragen, die mit dem Arttaxon zu tun haben, mit Fragen verwechseln darf, die das Konzept der Artkategorie betreffen.

Erst in den vierziger und fünfziger Jahren unseres Jahrhunderts war man so weit, daß diese Charakteristika der biologischen Art klar ausgesprochen und explizite analysiert werden konnten [13]. Allerdings hatte schon eine Reihe von Pionieren die wesentlichen Punkte verstanden. Als erste Autoren hatten bereits die beiden Entomologen K. Jordan (1896; 1905) und Poulton (1903; s. Mayr, 1955) die biologische Art deutlich beschrieben und definiert. Poulton definierte die Art „als eine sich miteinander fortpflanzende Gemeinschaft, als syngamisch“ und Jordan stellte fest: „Blutsverwandte Individuen bilden eine faunistische Einheit in einem Gebiete ... Die Einheiten, aus welchen die Fauna eines Gebiets besteht, sind durch Lücken voneinander geschieden, die hier durch nichts überbrückt werden“ (1905, S. 157).

Die Eigenschaften der biologischen Art

Führende Ornithologen wie Stresemann und Rensch wandten in den zwanziger und dreißiger Jahren dieses Jahrhunderts durchweg den biologischen Artbegriff an. 1919 (S. 64) hob Stresemann hervor, daß nicht das Maß von Unterschieden für die Art bezeichnend sei, sondern „daß sich die [im Verlauf der geographischen Isolation] zum Rang von Spezies erhobenen Formen physiologisch so weit voneinander entfernt haben, daß sie, wie die Natur beweist, wieder zusammenkommen können, ohne eine Vermischung einzugehen.“ Dobzhanskys Definition der Arten als Formen, „die sich aus physiologischen Ursachen nicht untereinander fortpflanzen können“ (1937, S. 312; zit. nach der dt. Ausgabe 1939, S. 221), ist praktisch dasselbe. Die Geschichte der zahlreichen Versuche, zu einer zufriedenstellenden biologischen Definition der Art zu kommen, ist wiederholt erzählt worden (z. B. Mayr, 1957; 1963). Mayrs Definition aus dem Jahre 1942, „Arten sind Gruppen von natürlichen Populationen, die sich tatsächlich oder potentiell untereinander vermehren und fortpflanzungsmäßig von anderen derartigen Gruppen getrennt sind“ (S. 120) besaß noch einige Schwächen. Die Unterscheidung von „tatsächlich oder potentiell“ ist unnötig, da „fortpflanzungsmäßig isoliert“ sich auf den Besitz von Isolationsmechanismen bezieht, und es für den Artstatus irrelevant ist, ob sie irgendwann erprobt werden oder nicht. Eine ausführlichere Definition lautet: *Eine Art ist eine Fortpflanzungsgemeinschaft von (fortpflanzungsmäßig von anderen isolierten) Populationen, die eine spezifische Nische in der Natur einnimmt.*

Diese Definition lehrt nicht, wie man Arttaxa abzugrenzen habe. Sie ermöglicht aber, Taxa auf ihren kategorischen Rang hin zu überprüfen. Im Gegensatz dazu ist der Grad morphologischen Andersseins kein geeignetes Kriterium, wie Zwillingarten und ins Auge fallende Morphen zur Genüge beweisen. Der biologische Artbegriff, der ein Verhältnis zwischen Populationen ausdrückt, ist nur in der nicht-dimensionalen Situation sinnvoll und wirklich anwendbar. Man kann ihn nur durch Folgern auf multidimensionale Situationen ausdehnen.

Die Worte „fortpflanzungsmäßig isoliert“ sind die Schlüsselworte der biologischen Artdefinition. Sie werfen sofort die Frage nach der Ursache dieser Isolation auf, ein Problem, das durch den Begriff der *Isolationsmechanismen* gelöst wurde. Die ersten, noch unfertigen Anfänge dieses Begriffs reichen bis zu Buffons Sterilitätskriterium zurück, das bis weit ins 20. Jahrhundert hinein bei den Botanikern beliebt war. Zoologen, insbesondere Ornithologen und Schmetterlingsforscher, beobachteten jedoch, daß die Sterilitätsschranke bei den Tieren in der Natur selten getestet und die Zugehörigkeit zur selben

Art gewöhnlich durch Kompatibilität des Verhaltens bestimmt wird. Im Laufe der Zeit entdeckte man immer mehr Mechanismen, die die Arten daran hindern, sich untereinander zu vermischen, zum Beispiel Unterschiede in der Brut- oder Blütezeit wie auch die Besetzung verschiedener Habitats. Der schwedische Botaniker Du Rietz (1930) war anscheinend der erste, der eine detaillierte Liste und Klassifikation derartiger Schranken für die Kreuzung von Arten vorlegte. Die Erforschung dieser Schranken war deutlich dadurch beeinträchtigt, daß ein technischer Ausdruck fehlte. Dobzhansky prägte den Ausdruck „Isolationsmechanismus“ für „jeden Faktor, der die Kreuzung von Individuengruppen verhindert ... Die Isolationsmechanismen zerfallen in zwei große Gruppen: in die geographischen und die physiologischen“ (1937, S.230). Zwar erkannte Dobzhansky, daß „geographische Isolation auf einer ganz anderen Ebene als jegliche Art physiologischer Isolation liegt“ (S.164), doch erkannte er noch nicht, daß nur die letztere eine echte Eigenschaft einer Art ist. Erst Mayr beschränkte den Ausdruck „Isolationsmechanismen“ auf biologische Eigenschaften von Arten und schloß geographische Schranken ausdrücklich aus (1942, S.247). Dabei blieb jedoch immer noch eine Schwierigkeit bestehen, ist es doch in einer ansonsten guten Art gelegentlich möglich, daß ein Individuum hybridisiert. Mit anderen Worten: die Isolationsmechanismen können lediglich die Reinheit von Populationen sichern, nicht aber die jedes einzelnen Individuums. Daher verbesserte Mayr die Definition: „Isolationsmechanismen sind biologische Eigenschaften von Individuen, die das erfolgreiche Fortpflanzen von solchen Populationen untereinander verhindern, die tatsächlich oder potentiell sympatrisch sind“ (1963, S.91). In den letzten vierzig Jahren ist das Studium der Isolationsmechanismen eines der aktivsten Gebiete der Biologie geworden [14].

Die Fortpflanzungsisolation ist jedoch nur eins der zwei Hauptmerkmale der Art. Schon die frühesten Naturforscher hatten beobachtet, daß die Arten auf bestimmte Lebensräume beschränkt sind, und daß jede Art in eine bestimmte Nische hineinpaßt. Diese Gedanken fallen in den Schriften Buffons ins Auge und ebenso bei allen Autoren des 18. und 19. Jahrhunderts, die von der göttlichen Ordnung der Natur sprachen. Darwin war davon überzeugt, daß die geographische Verbreitung einer Art weitgehend durch die Artgrenzen ihrer Konkurrenten bestimmt sei [15]. Doch bei der Entwicklung des modernen Artbegriffs lag das Schwergewicht zuerst fast ausschließlich auf der Fortpflanzungsisolation. Mehr als jedem anderen kommt David Lack (1944; 1949) das Verdienst zu, das Interesse an der ökologischen Bedeutung der Arten wieder geweckt zu haben. Ein Vergleich seiner evolutionären Deutung der Schnabelgröße bei den verschiedenen Arten von Galápagosfinken ist historisch interessant. In einer früheren Arbeit (1945, tatsächlich jedoch vor 1940 geschrieben) hatte er die Schnabelgröße als ein Arterkennungssignal interpretiert, somit also als einen Isolationsmechanismus, während er sie in seinem späteren Buch (1947) als Anpassung an eine artspezifische Nahrungsnische deutete, eine Interpretation, die seitdem immer wieder bestätigt worden ist.

Es ist heute völlig deutlich, daß der Artbildungsprozeß nicht mit dem Erwerb von Isolationsmechanismen abgeschlossen ist, sondern auch den Erwerb von Anpassungen erfordert, die es der neuen Form gestatten, neben potentiellen Konkurrenten zu existieren. Wie schwierig es für eine Art ist, in das Verbreitungsgebiet eines potentiellen Konkurrenten einzudringen, ist durch die große Häufigkeit parapatrischer Verbreitungsmuster eng verwandter Arten belegt. (Populationen oder Arten sind *parapatrisch*, wenn sie zwar geographisch miteinander in Berührung kommen, sich aber nicht überschneiden und selten oder niemals miteinander fortpflanzen). In derartigen Fällen ist die eine Art

an einer Seite der Trennungslinie überlegen, die andere auf der anderen Seite. Parapatric kann auch durch Kreuzsterilität verursacht sein, wenn vor der Paarung eingreifende Isolationsmechanismen fehlen.

Van Valen (1976, S. 233) unternahm den Versuch, eine Artdefinition auf der Grundlage der Nischenbesetzung zu formulieren: „Eine Art ist ... eine phyletische Linie ... die eine adaptive Zone besetzt, welche von der jeder anderen phyletischen Linie in ihrem Verbreitungsgebiet minimal verschieden ist“. Hier spiegelt sich das Prinzip der kompetitiven Exklusion wider; als Artdefinition ist das jedoch nicht sehr praktisch, da es, wie ein großer Teil der ökologischen Forschung zeigt, häufig außerordentlich schwer ist, den „minimalen“ Nischenunterschied zwischen zwei Arten zu entdecken. Außerdem besetzen viele Arten (beispielsweise Raupe-Schmetterling) in verschiedenen Phasen ihrer Lebenszyklen und in unterschiedlichen Teilen ihres Verbreitungsgebietes sehr verschiedene Nischen. Ist deren jede deshalb eine andere Entwicklungslinie und Art? Solche Fälle zeigen in anschaulicher Weise, daß die Fortpflanzungsgemeinschaft der reale Kern des Artbegriffs ist. Wie Lack (1947), Dobzhansky (1951), Mayr (1963, S. 66–88) und andere gezeigt haben, sind Nischenbesetzung und Fortpflanzungsisolierung in Wirklichkeit zwei Aspekte der Art, die sich nicht gegenseitig ausschließen (es sei denn, bei parapatrischen Arten). Ja, die wichtigste biologische Bedeutung der Fortpflanzungsisolierung besteht darin, daß sie einen an eine spezifische Nische angepaßten Genotyp schützt. Fortpflanzungsisolierung und Nischenspezialisierung (kompetitiv, exklusiv) sind somit lediglich zwei Seiten derselben Medaille. Nur wenn das Kriterium der Fortpflanzungsisolierung versagt, wie im Fall asexueller Klone, bedient man sich des Kriteriums der Nischenbesetzung (Mayr, 1969, S. 31).

Die neue Systematik

Der essentialistische Artbegriff wurde außerordentlich langsam durch die Vorstellung der biologischen Art im Sinne des Populationsdenkens ersetzt. Voraussetzungen dafür waren die Entwicklung der Theorie polytypischer Arttaxa, eine Verfeinerung der Terminologie der infraspezifischen Kategorien und – am wichtigsten – eine wachsende Einsicht in die unendliche Variabilität natürlicher Populationen. Taxonomen, Biometriker, Populationsgenetiker und in jüngster Zeit auch Biochemiker (durch die Enzymanalyse) trugen dazu bei, daß der typologische Artbegriff immer mehr verblaßte. Experimentalphysiologen und Embryologen waren vielleicht die letzten, die zum Populationsdenken bekehrt wurden. Die mit der neuen Technik der Enzym-Elektrophorese gewonnenen Erkenntnisse sind mit dafür verantwortlich, daß auch sie langsam überzeugt wurden.

Die Anwendung des auf dem Populationsdenken aufbauenden Artkonzepts auf die verschiedenen Tier- und Pflanzengruppen verbreitete sich mit höchst ungleicher Geschwindigkeit. Wo die Arten leicht in der Natur studiert werden können, war die Bekehrung zum biologischen Artbegriff praktisch schon vor mehr als dreißig Jahren abgeschlossen. Wo lediglich konserviertes Material erforscht wird, wie bei vielen Insekten und anderen Wirbellosengruppen, ist der vorherrschende Artbegriff selbst heute noch recht typologisch.

Besonders einsichtige Erforscher von Vögeln, Säugetieren, Fischen, Schlangen und Schmetterlingen kamen unabhängig voneinander zu sehr ähnlichen Ergebnissen. Doch diese fortschrittlich denkenden führenden Systematiker waren bis zu den dreißiger Jah-

ren unseres Jahrhunderts noch in der Minderheit. Die Mehrheit der Taxonomen befaßte sich nicht sehr viel anders mit Arten und deren Variation als Linnaeus fast zweihundert Jahre vorher. Um 1940 jedoch zeichnete sich die neue Bewegung bereits deutlich genug ab, so daß ein Nicht-Taxonom, Julian Huxley, sie in einem Buch gleichen Titels als *Die neue Systematik* bezeichnete, obwohl kurioserweise wenig neue Systematik in jenem Band zu finden ist.

Was war aber dann die neue Systematik? Es war nicht eine spezifische Technik; vielleicht beschreibt man sie am besten als einen Standpunkt, eine Geisteshaltung oder eine allgemeine Philosophie. Sie begann in erster Linie als Auflehnung gegen die nominalistisch-typologische und ganz und gar unbiologische Einstellung gewisser (leider allzu vieler) Taxonomen der vorausgegangenen Epoche. Der Vertreter der neuen Systematik weiß zu würdigen, daß alle Lebewesen in der Natur Angehörige von Populationen sind. Er studiert nicht die statischen Merkmale toter Exemplare, sondern die biologischen Eigenschaften von Lebewesen. Er benutzt die größtmögliche Zahl von Merkmalen, physiologische, biochemische und Verhaltensmerkmale, sowie morphologische Eigenschaften. Er verwendet neue Techniken nicht nur zur Messung von Exemplaren, sondern auch zur Aufzeichnung ihrer Lautäußerungen, zur Durchführung chemischer Analysen und für statistische und Korrelationsrechnungen. Die ersten, die die Gedanken der neuen Systematik in der Zoologie systematisch abhandelten, waren Rensch (1929; 1933; 1934) und Mayr (1942).

In der Botanik war die Situation komplizierter. Hier war eine enorme Kluft entstanden zwischen den Herbarien-Taxonomen einerseits, die weiterhin die Linnaeische Tradition pflegten, und den Feldforschern und experimentellen Naturforschern andererseits, die mit der typologisch-morphologischen Methode der Herbariumsforscher zunehmend unzufrieden waren, zumal die Bemühungen einiger schöpferischer Pioniere keinen dauernden Einfluß gehabt zu haben schienen [16]. Der schwedische Pflanzenökologe Turesson (1922) rebellierte schließlich gegen diese Tradition; er behauptete, die herkömmliche Terminologie von Art und Varietät sei gänzlich ungeeignet, die Dynamik der Variation in natürlichen Populationen zu beschreiben. Um dieser Situation abzuhelfen, führte Turesson die neuen Ausdrücke ein: *Ökospezies* für die „Linnaeische Art vom ökologischen Standpunkt aus gesehen“ und *Ökotypus* für „das Produkt, das als Resultat der genotypischen Reaktion einer Ökospezies auf ein spezielles Habitat entsteht“. Mehr als das – er behauptete, das Studium der genetischen und ökologischen Variation natürlicher Populationen habe nichts mit Taxonomie zu tun und solle zum Forschungsgegenstand einer separaten biologischen Wissenschaft, der *Genökologie* (von anderen auch als Biosystematik bezeichnet) gemacht werden.

Turesson selbst war in seinem Denken reichlich typologisch. Aus seinen Schriften gewinnt man den Eindruck, daß er die Pflanzenarten eher als ein Mosaik von Ökotypen, statt als eine Ansammlung variabler Populationen ansah. In gewissem Maße findet sich dieselbe Tendenz zum typologischen Denken auch in den Schriften anderer skandinavischer Autoren. Nichtsdestoweniger hatten Turessons revolutionäre Begriffe und seine experimentelle Analyse von Exemplaren wild-wachsender Pflanzenpopulationen eine Auswirkung auf die Pflanzentaxonomie, wie sie kaum hätte größer sein können. Dies regte zu zahlreichen Studien über die adaptiven Merkmale lokaler Populationen an, die das Verständnis der Populationsstruktur von Pflanzenarten und ihrer Reaktionsfähigkeit auf lokale Selektionsdrucke einen großen Schritt weiterbrachte. Es war eine befreiende Rebellion gegen die Linnaeische Tradition in den Herbarien mit ihrem Gebunden-

sein an Identifikation und typologisches Denken. Turessons Ruf nach einer neuen Botanik – ob man sie nun Genökologie oder Biosystematik nennen wollte – wurde von Anderson, Turrill, Stebbins, Epling, Camp, Gregor, Fassett und anderen Erforschern von Pflanzenpopulationen aufgenommen [17].

Die Botaniker waren den Zoologen in zweierlei Beziehung deutlich voraus. Sie führten experimentelle Methoden ein und wandten diese in weit umfassenderem Maße an; dabei kam ihnen die Tatsache zugute, daß es in den meisten Fällen weitaus leichter ist, Pflanzen umzupflanzen und zu kultivieren oder auch künstlich zu züchten, als Tiere zu züchten. Die Botaniker wandten auch früher und intensiver Chromosomenuntersuchungen an; zum Teil sahen sie sich durch die Häufigkeit der Polyploidie bei Pflanzen dazu gezwungen. Andererseits blieb die Pflanzentaxonomie in bezug auf die Einführung polytypischer Arten weit zurück, und auch die Resultate der Chromosomenuntersuchungen wurden häufig streng typologisch interpretiert. Einige Jahrzehnte lang sah es so aus, als bestünde ein vollständiger Bruch zwischen der Linnaeischen Tradition der Herbarien und dem experimentellen Ansatz der Populationsbotaniker. Doch mit der Zeit nahm sich das derart in die Botanik eingeführte neue Gedankengut auch der Herbarien an, und die Kluft, die im Jahre 1922 bestanden hatte, wurde zunehmend schmaler und verschwand schließlich ganz. Die Mehrheit der Herbarien verfügt heute über Einrichtungen zur Pflanzenzüchtung, und ergänzt darüber hinaus das Verständnis der Variation natürlicher Arten durch das Studium genetischer und karyologischer Variation sowie auch gelegentlich der Variation von Enzymen und anderen Molekülen (Mayr, 1963, S. 351–354; Ehrendorfer, 1970; Grant, 1971; Solbrig, 1979; 1980).

Bei einem Überblick über den Artbegriff in der Botanik muß man erkennen, daß die Arten bei vielen Pflanzengruppen ein weit komplexeres Phänomen sind als bei den meisten Tiergruppen, insbesondere den Vögeln. Nicht nur die Tatsache, daß sich die Pflanzenindividuen nicht fortbewegen, was das Entstehen von Ökotypen fördert, kompliziert die Situation, sondern auch das weitverbreitete Auftreten von Polyploidie, Hybridisierung und mehreren Formen von Asexualität und Selbstbefruchtung. Manche Botaniker haben, nicht unberechtigt, die Frage aufgeworfen, ob das breite Spektrum von Fortpflanzungssystemen, das man bei den Pflanzen vorfindet, tatsächlich völlig unter dem einzelnen Begriff (und Terminus) „Art“ zusammengefaßt werden kann. Neben dem Ausdruck „Ökospezies“ führte Turesson auch noch den Ausdruck „Coenospezies“ für die Gesamtheit von Populationen (und Arten) ein, die auf dem Wege der Hybridisierung untereinander Gene austauschen können. Das ehrgeizigste System für die terminologische Unterscheidung von verschiedenen Fortpflanzungssystemen bei den Pflanzen wurde von Camp und Gilly (1943) vorgeschlagen, die mit Hilfe spezieller technischer Namen zwischen zwölf verschiedenen Sorten von Arten unterscheiden. Allerdings überschneiden sich die benutzten Kriterien so sehr, und die Korrelation zwischen genetischen Mechanismen und sichtbarer morphologischer Variation ist so gering, daß dies komplizierte System von keinem anderen Autor übernommen wurde. Doch fällt es angesichts der Vielfalt der Fortpflanzungssysteme bei den Pflanzen vielleicht leichter, zu erklären, warum es unter den Botanikern so viel Widerstand gegen die Übernahme des biologischen Artkonzepts gegeben hat.

An Versuchen, verschiedene Sorten von Arten anzuerkennen, hat es auch in der Zoologie keineswegs völlig gefehlt. Bestimmte Autoren (etwa Cain, 1954) haben zwischen Morphospezies, Biospezies, Paläospezies, Ökospezies, Ethospezies und so weiter zu unterscheiden versucht, aber man hat nicht den Eindruck, als hätten diese terminologi-

schen Bemühungen zu irgendwelchen neuen Einsichten geführt. Der Ausdruck, der möglicherweise am meisten gerechtfertigt ist, ist das Wort „Agamospezies“ für Arten von Organismen, die sich ungeschlechtlich reproduzieren (siehe unten).

Die Gültigkeit des biologischen Artbegriffs

Der biologische Artbegriff ist nicht unangefochten geblieben. Die ersten Angriffe, aus den zwanziger bis vierziger Jahren dieses Jahrhunderts, bezweifelten in erster Linie seine praktische Anwendbarkeit: „Wie kann ein Paläontologe die Fortpflanzungsisolation von Fossilien testen?“ oder: „Die Exemplare, die ich in meinen Sammlungen einordne, sind getrennte und deutlich verschiedene Typen und werden am besten als Arten bezeichnet“. Diese Gegner stellten keine Fragen nach der biologischen Bedeutung, sondern lediglich solche, die mit der administrativen, museumstechnischen Bequemlichkeit zu tun hatten. Die Vertreter des biologischen Artbegriffs hatten relativ geringe Schwierigkeiten, zu beweisen, daß die Gegner Arttaxon und Artkategorie miteinander verwechselten, daß sie den Unterschied zwischen Beweis und abgeleitetem Schluß nicht kannten (wie Simpson sehr scharfsinnig gezeigt hat), und daß ein Zurückgehen auf den morphologischen Artbegriff den Taxonomen wieder den ganzen Weg zurückwirft bis zu dem Punkt, wo er willkürlich darüber entscheiden muß, wie verschieden eine Population zu sein hat, um den Artstatus zu verdienen.

Eine weitere Reihe kritischer Einwände, die zu jener Zeit erhoben wurden (ebenfalls weitgehend aufgrund der Verwechslung von Arttaxon und Artkategorie), ging von dem Wunsch aus, die Art „quantitativ“ oder „experimentell“ zu definieren. Da sich der biologische Artbegriff weder auf quantitative noch auf experimentelle Kriterien gründet, so hieß es, muß er abgelehnt werden. Diese Ablehnung geht von dem irrigen Anspruch aus, die Methoden und Theorien der exakten Wissenschaften seien ohne Anpassung auf die Evolutionsbiologie anwendbar. Jeder Naturforscher kann die genetisch programmierten fortpflanzungsmäßigen und ökologischen Diskontinuitäten beobachten, die in der Natur bestehen, ohne dazu einer komplizierten Computeranalyse zu bedürfen.

In der Zeit zwischen den fünfziger und siebziger Jahren unseres Jahrhunderts traten neue Argumente gegen den biologischen Artbegriff in den Vordergrund. Mehrere Autoren behaupteten, sie seien bei den speziellen, von ihnen studierten Organismen nicht in der Lage, die deutlichen Lücken zwischen sympatrischen Populationen zu entdecken, wie sie von den Anhängern des biologischen Artbegriffs beschrieben würden. Mit anderen Worten: man behauptete, es gäbe keine gültige Beobachtungsbasis für den biologischen Artbegriff, und die biologische Art sei eine spezielle Situation, die bei ein paar Gruppen vorhanden sei und nicht auf alle Organismen ausgedehnt und verallgemeinert werden könne. Um der Formenvielfalt der Natur gerecht zu werden, müsse man daher entweder ein anderes, umfassenderes Artkonzept anwenden oder andernfalls für die verschiedenen Organismen typen mehrere Artkonzepte übernehmen.

Diese Einwände sind ernstzunehmen und besitzen eine gewisse Gültigkeit. Das wirft die Frage auf, ob es sich bei den Fällen, die nicht zu passen scheinen, um Ausnahmen handelt oder ob vielleicht umgekehrt der biologische Artbegriff auf einer Ausnahmesituation beruht? Gelegentlich wird behauptet, der biologische Artbegriff sei von Ornithologen „erfunden“ worden und gelte nur für Vögel. Diese Behauptung wird jedoch durch die historischen Fakten widerlegt. Gewiß trug eine Reihe von Ornithologen (Hartert,

Stresemann, Rensch, Mayr) sehr aktiv dazu bei, den Begriff zu verbreiten, doch waren Poulton und K. Jordan, die zwei großen Pioniere des Begriffs, Entomologen, und die *Drosophila*-Forscher von Timofeeff-Ressovsky, Dobzhansky und J. T. Patterson bis zu Spieth und Carson waren unerschütterliche Verfechter der biologischen Artvorstellung. Und so unorthodox einige Ideen von M. J. D. White über die Speziation auch sein mögen, so bekräftigt er doch nachdrücklich seine Zustimmung zum Begriff der biologischen Art, und zwar auf der Grundlage seiner gründlichen Kenntnis der Orthopteren und anderer Insekten (White, 1978). Es kann also kein Zweifel daran bestehen, daß der Begriff keine Ausnahmesituation bezeichnet.

Wie oft der biologische Artbegriff versagt, läßt sich nur mit Hilfe einer sorgfältigen statistischen Analyse aller Arten eines höheren Taxon bestimmen. Der erste Autor, der eine derartige Analyse vornahm, war Verne Grant (1957). Er griff elf kalifornische Pflanzengattungen heraus und bestimmte den Prozentsatz sogenannter „guter“ Arten, d. h. gut abgegrenzter Arten, die weder mit anderen Arten verwechselt werden, noch sich mit anderen fortpflanzen können. Im Gegensatz zu der Situation bei den Vögeln waren weniger als die Hälfte der Arten „gut“. Lediglich bei der Gattung *Asclepias* der Schwalbenwurzgewächse waren alle 108 Arten „gut“. Bei einer Analyse aller nordamerikanischen Vogelarten zeigten Mayr und Short (1970), daß 46 der 607 Arten stark differenzierte, peripher isolierte Populationen besaßen, die von einigen Ornithologen als vollwertige Arten, von anderen als Unterarten betrachtet wurden. Nur in etwa vier anderen Fällen traten Fragen hinsichtlich des Artstatus auf. Der biologische Artbegriff erwies sich als eine große Hilfe bei der Entscheidung über den Artstatus bei Geschwisterarten, polymorphen Arten und in Fällen der Hybridisierung. Nur in einem einzigen Fall (zwei Arten der Gattung *Pipilo*) versagte der Begriff restlos. Bei *Drosophila*, wo die Arten im großen und ganzen sehr orthodox sind, stieß man auf ein paar Situationen (beispielsweise bei dem südamerikanischen *D. willistoni*-Komplex), die eine ziemliche Ausnahme darstellen. Erst nach gründlichen quantitativen Analysen solcher Taxa, wie sie oben beschrieben sind, läßt sich ein Urteil darüber fällen, ob die häufig vorgebrachte Behauptung Gültigkeit hat, daß der biologische Artbegriff auf gewisse höhere Tier- oder Pflanzentaxa nicht angewandt werden könne.

Im folgenden werden die biologischen Faktoren genannt, die dem biologischen Artkonzept die größten Schwierigkeiten bereiten.

Morphologische Ähnlichkeit (oder Identität)

Als der biologische Begriff eingeführt wurde, war der morphologische Artbegriff derart stark im Gedankengut der Biologen verwurzelt, daß viele sich scheuten, morphologisch identische Populationen als Zwillingsarten (sibling species) anzuerkennen, wenn sie fortpflanzungsmäßig isoliert waren. Die Unterscheidung zwischen drei Arten von Laubsängern (*Phylloscopus*) durch Gilbert White im Jahre 1768 sowie die Differenzierung, die C. L. Brehm in den zwanziger Jahren des 19. Jahrhunderts zwischen zwei Arten von Baumläufnern (*Certhia*) und zwischen zwei Arten schwarzköpfiger Meisen (*Parus*) vornahm, waren vielleicht die ersten Fälle einer Anerkennung von kryptischen oder Zwillingsarten, wie solch außerordentlich ähnliche Arten seither genannt werden (Mayr, 1942; 1948; 1963). Bald wurden auch bei den Insekten Zwillingsarten anerkannt (Walsh, 1864; 1865), obgleich die Mehrheit der Entomologen, standhaft an einem morphologi-

schen Artbegriff festhaltend, diese allgemein als „biologische Rassen“ bezeichnete (Thorpe, 1930; 1940). Erst in den dreißiger und vierziger Jahren unseres Jahrhunderts erkannte man die ungeheure Bedeutung von Zwillingsarten in der Landwirtschaft sowie in der öffentlichen Gesundheitspflege. Insbesondere ermöglichte die Entdeckung seitens mehrerer Malariamücken-Spezialisten, daß die sogenannte *Anopheles maculipennis* tatsächlich ein Komplex von sechs Zwillingsarten war, einen gewaltigen Fortschritt in der Malariabekämpfung. Doch der Widerstand seitens sogar hervorragender Biologen gegen das Konzept morphologisch sehr ähnlicher Arten hielt bis in die vierziger und fünfziger Jahre an. Als Dobzhansky und Epling (1944) die *Drosophila persimilis* beschrieben, machte Sturtevant (1944) Einwände und nannte diese Art weiterhin *D. pseudoobscura* B. Nachdem bereits mehr als deutlich erwiesen war, daß die sogenannten „Varietäten“ von *Paramecium* tatsächlich fortpflanzungsmäßig isolierte Arten waren, weigerte sich Sonneborn (1957) immer noch, dieses Ergebnis zu akzeptieren und nannte sie Syngene. Erst 1975 gestand er ihnen schließlich den Artstatus zu. Von den Protozoen bis zu den Säugetieren gibt es keine Tiergruppe, in der nicht in den letzten Jahren zahlreiche Zwillingsarten beschrieben worden sind [18].

In drei Bereichen gibt es völlig legitime Einwände gegen die Anerkennung von Zwillingsarten: (1) bei weitgehend merkmalslosen Protisten oder Prokaryonten, bei denen es sehr spezieller Techniken (etwa Kerntransplantationen, biochemischer Analysen) bedarf, um die Artverschiedenheit festzustellen; (2) bei Fossilien, wenn alles Beweismaterial fehlt, das nötig wäre, um zwischen Zwillingsarten unterscheiden zu können; (3) bei Autopolyploiden unter Pflanzen, wo Individuen mit anderer Chromosomenzahl fortpflanzungsmäßig isoliert, morphologisch aber nicht unterscheidbar sein können. Keine dieser besonderen Situationen widerlegt den biologischen Artbegriff, obgleich der praktizierende Taxonom gelegentlich dazu gezwungen sein mag, sich zur Abgrenzung von Arttaxa an morphologische Kriterien zu halten und somit Zwillingsarten mit einem einzigen Binomen zu benennen.

Zwei verschiedene Auslegungen der Zwillingsarten wurden in den fünfziger und sechziger Jahren diskutiert. Nach Mayr (1948; 1963) liefern Zwillingsarten den Beweis dafür, daß die Korrelation zwischen der morphologischen Divergenz und dem Erwerb von Isolationsmechanismen nicht sehr stark ist. Zwillingsarten sind biologische Arten, die zwar Fortpflanzungsisolation, aber noch keinen morphologischen Unterschied erlangt haben. Wenn eine Gattung sowohl Zwillingsarten als auch morphologisch abweichende Arten enthält, so sind die letzteren gewöhnlich genetisch stärker verschieden, doch gilt eine derartige Relation nicht notwendig bei Vergleichen zwischen den Gattungen. Nach Ansicht einer anderen Gruppe von Wissenschaftlern sind Zwillingsarten beginnende Arten, die ein bestimmtes Stadium des Speziationsprozesses verkörpern. Inzwischen haben neuere Forschungen sehr überzeugend gezeigt, daß von der Fortpflanzungsisolation her betrachtet kein Unterschied zwischen Zwillingsarten und morphologisch abweichenden Arten besteht. Außerdem sind morphologisch verschiedene Arten, etwa *Drosophila silvestris* und *D. heteroneura* auf Hawaii, gelegentlich genetisch weitaus ähnlicher als Zwillingsarten. Es gibt heute keinen Zweifel mehr daran, daß Zwillingsarten *keine* beginnenden Arten sind.

Grenzfälle oder beginnende Arten

Da sich die meisten Arten aus geographisch isolierten Populationen entwickeln, sollte man erwarten, daß ein gewisser Prozentsatz solch isolierter Populationen an der Grenze zwischen Unterart- und Artstatus steht. Die Entscheidung, ob man solche Populationen Arten nennen soll oder nicht, ist notwendigerweise etwas willkürlich. Doch muß man geradezu erwarten, daß derartige Grenzfälle auftreten, wenn man von der Evolution überzeugt ist. Viele dieser Fälle sind für den morphologischen Artbegriff genauso unbequem, da sie morphologisch gesehen ebenso dazwischenliegen wie in bezug auf die Fortpflanzung. Zum Beispiel haben 46 der 607 nordamerikanischen Vogelarten Populationen, die zu der Klasse beginnender Arten gehören.

Uniparentale Fortpflanzung (Asexualität)

Der biologische Artbegriff gründet sich auf die Fortpflanzungsisolation von Populationen. Er kann daher nicht auf Gruppen von Tieren und Pflanzen angewandt werden, die die bisexuelle Fortpflanzung aufgegeben haben. Für diese Organismen existiert die Population im herkömmlichen biologischen Sinne nicht. In einer sich asexuell vermehrenden Art ist jedes Individuum und jeder Klon fortpflanzungsmäßig isoliert; es wäre absurd, jeden Klon eine getrennte Art zu nennen. Wie kann man dann aber solche Individuen und Klone zu Arten zusammenfassen? Dies ist lange eine Quelle der Uneinigkeit unter den Biologen gewesen. Welche Lösung auch immer man annimmt, sie ist bestenfalls ein Kompromiß. Eine dieser Lösungen, die besser als jede andere auf die meisten Situationen zu passen scheint, beruht auf der Einsicht, daß eine Art nicht nur durch fortpflanzungsmäßige Isolation, sondern auch durch eine artspezifische ökologische Nische gekennzeichnet ist. Dieses zweite Artmerkmal kann gewöhnlich auf asexuelle Organismen angewandt werden. Es ist also üblich, jeweils solche asexuellen Individuen und Klone in einer Art zusammenzufassen, die dieselbe ökologische Nische ausfüllen oder dieselbe Rolle im Ökosystem spielen. Die ökologische Landschaft ist in hohem Maße diversifiziert, und infolgedessen sind ökologische Nischen diskontinuierlich; das gleiche gilt für die Bewohner solcher ökologischer Nischen. Man kann diese Diskontinuität häufig zur Unterscheidung von Arttaxa bei sich uniparental fortpflanzenden Organismen benutzen. In der Mehrheit der Fälle besteht eine Korrelation zwischen verschiedenen Nischenbesetzungen und gewissen morphologischen, physiologischen oder biochemischen Unterschieden, und man kann somit diese Sorten von Unterschieden dazu verwenden, auf ökologische Unterschiede zu schließen. Gewöhnlich hat man es mit ganzen Anhäufungen von mehr oder weniger korrelierten Unterschieden zu tun, und solche Anhäufungen werden als Arten bezeichnet (Stanier et al. 1970, S. 525). Es ist nicht so, wie man gelegentlich hört, daß Arten bei asexuellen Organismen morphologisch definiert sind, vielmehr gestatten umgekehrt morphologische Unterschiede einen Schluß auf ihre Nischenbesetzung und somit ihren Artstatus.

Es liegt auf der Hand, daß hinsichtlich des Artbegriffs bei sich uniparental fortpflanzenden Organismen, insbesondere bei Prokaryonta, das letzte Wort noch nicht gesprochen ist. Bei diesen Organismen stößt man auf viele verwirrende Erscheinungen, für die bei den höheren Eukaryonten kein Gegenstück bekannt ist. Dazu gehört auch, zum Beispiel, die extreme Konstanz von Blaualgenarten (Cyanophyceen) sowie das Beweisma-

terial dafür, daß in bestimmten Bakteriengattungen Genaustausch häufig ist. Es bedarf einer sehr viel umfassenderen Kenntnis der Tatsachen, bevor man darüber spekulieren kann, welcher Artbegriff für diese Organismen am besten ist.

Undichte Isolationsmechanismen (Hybridisierung)

Bei beweglichen Tieren mit gut entwickelten, auf Verhalten beruhenden Isolationsmechanismen ist Hybridisierung selten, bei den meisten Arten in der Tat eine Ausnahme. In einer Reihe von Fällen ist jedoch ein völliges Versagen der Fortpflanzungsisolierung in bestimmten Populationen sympatrischer Tierarten beschrieben worden (Mayr, 1963, S. 114–125). Dennoch bedeutet dies weder bei den Vögeln noch bei *Drosophila* eine ernsthafte Bedrohung des biologischen Artkonzepts. Die meisten Tiergruppen sind noch nicht gut genug bekannt, als daß es möglich wäre, die Häufigkeit der Bastardierung festzustellen. Aus der Literatur gewinnt man den Eindruck, daß sie bei den meisten Tiergruppen ebenso selten ist wie bei Vögeln und *Drosophila*. Selbst da, wo Bastardierung häufiger vorkommt (wie bei Binnenwasserfischen), führt dies nicht zu einem ernstlichen Zusammenbruch der Geschlossenheit der Art, da die Bastarde gewöhnlich unfruchtbar sind. Natürlich bereitet die Hybridisierung dem morphologischen Artbegriff nicht weniger große Schwierigkeiten als dem biologischen.

Bei den Pflanzen ist die Situation sicherlich anders. Edgar Anderson (1949) führte den nützlichen Begriff der „Introgression“ ein zur Bezeichnung der Eingliederung von Genen einer Art in den Genpool einer anderen Art als Folge erfolgreicher Hybridisierung und Rückkreuzung. Die Botaniker sind sich darin einig, daß ein solches Durchsickern von Genen einer Art in eine andere keineswegs selten ist, obgleich es noch immer erhebliche Auseinandersetzungen darüber gibt, wie häufig dies nun wirklich ist (Grant, 1971, S. 163–184). Gelegentlich führt dieses „Durchsickern“ zu einem völligen Zusammenbruch der Artgrenze, ähnlich etwa dem Zusammenbruch der Artgrenze zwischen den Vögeln *Passer domesticus* und *P. hispaniolensis* oder *Pipilo erythrophthalmus* und *P. ocai*, weit häufiger aber bestehen die beiden Elternarten ungeachtet der ständigen Ingression Seite an Seite weiter. Stebbins berichtet von einem Fall zweier Arten von kalifornischen Eichen (*Quercus*), deren Bastarde vom Pliozän bis in die Gegenwart bekannt sind, die aber beide dennoch im wesentlichen ihre Reinheit bewahrt haben. Weitere ähnliche Fälle, insbesondere von Eichen, sind in der jüngeren botanischen Literatur beschrieben worden. Die Genetik derartiger Situationen entzieht sich ganz unserer Kenntnis, denn es sieht so aus, als würde ein Teil des Genotyps der beiden Arten von der Bastardierung nicht berührt. Die beiden Arten scheinen in einem solchen Fall in dem Sinne „fortpflanzungsmäßig isoliert“ zu bleiben, daß sie trotz des Durchsickerns bestimmter Gene aus ihrem Genpool nicht zu einer einzigen Population verschmelzen. Ob in solchen Fällen der Introgression der biologische Artbegriff aufgegeben werden muß oder nicht, ist noch immer umstritten (van Valen, 1976). Ich selbst glaube es nicht. Die Einführung eines neuen Terminus für solche Vorkommnisse mag dazu beitragen, auf ihre Existenz aufmerksam zu machen, hat jedoch keinen erklärenden Wert. Möglicherweise gibt es jedoch Pflanzengattungen, die keine deutlich abgegrenzten Arten besitzen (etwa *Rubus*, *Crataegus* oder *Taraxacum*).

Das sogenannte Artproblem in der Biologie läßt sich auf eine einfache Entscheidung zwischen zwei Alternativen reduzieren: Sind die Arten nun Realitäten der Natur oder

sind sie lediglich theoretische Konstruktionen des menschlichen Geistes? Die Attacken gegen den Artbegriff veranlaßten Karl Jordan (1905) zu einem geistreichen Ausbruch: Wohin auch immer er sich auf seinen Feldexkursionen wende, so rief er aus, überall fände er gut definierte natürliche Diskontinuitäten, die alle nicht nur durch sichtbare Merkmale gekennzeichnet seien, sondern auch durch ein breites Spektrum biologischer Merkmale (Stimme, Saison, ökologische Präferenzen und so weiter). Für ihn als Entomologen waren die Arten ein einfaches Faktum der Natur. Der Ornithologe empfindet genau das gleiche. Ja, es fällt ihm im Gegenteil schwer zu verstehen, warum man sich überhaupt mit dem Artproblem abmüht.

Woher kommen dann aber die Angriffe auf den biologischen Artbegriff? Sie kommen entweder von Mathematikern, wie Sokal, deren Bekanntschaft mit Arten in der Natur relativ begrenzt ist, oder von Botanikern. Ich bin selbst kein Botaniker, doch habe ich seit meiner frühesten Kindheit Pflanzen gesammelt und identifiziert, und zwar auf drei Kontinenten. Es ist richtig, daß es, wie oben erwähnt, „unklare“ Situationen gibt, aber ich bin weit stärker von der deutlichen Unterscheidbarkeit der meisten Pflanzen „sorten“ beeindruckt, die ich in der Natur vorfinde, als von den gelegentlichen Zweifelsfällen. Die kurzsichtige und einseitige Beschäftigung mit „unklaren“ Situationen hat viele Botaniker (allerdings keineswegs alle und vielleicht noch nicht einmal die Mehrheit) daran gehindert zu erkennen, daß der Begriff Art die Situation der natürlichen Vielgestaltigkeit der Pflanzen in den meisten Fällen recht angemessen beschreibt [19]. Amüsanterweise scheinen einige jener Wissenschaftler, die sich am aktivsten darum bemühen, den Artbegriff zu schmähen, sich völlig zu verwandeln, wenn sie taxonomische Revisionen und Monographien schreiben, denn dann sind sie völlig konventionell – sie legen also die gleiche begriffliche Inkonsistenz an den Tag wie Lamarck bei seiner Verwendung des nominalistischen Artkonzepts.

Die Anwendung des biologischen Artbegriffs auf multidimensionale Arttaxa

Im Laufe des 18. und 19. Jahrhunderts befreite sich die Art immer mehr von der Last, die das essentialistische Dogma ihr aufgebürdet hatte und wurde allmählich zu der Beobachtungseinheit des lokalen Naturforschers. Dieser wußte sehr genau, daß das, was er in dem von ihm erforschten Areal vorfand, weder einfach ein beliebiger Haufen von Individuen war, wie die Nominalisten behaupteten, noch die Ausdrucksform einer Essenz. Lokale Populationen besaßen eine Einheit, und diese Einheit wurde dadurch bewahrt, daß sich die Individuen, aus denen diese Populationen bestanden, miteinander fortpflanzten. Ein Naturforscher ließ sich selten längere Zeit von Unterschieden in Geschlecht und Alter oder anderen Sorten individueller Variation verwirren. Arten, so wie er sie vorfand, waren „reale“, konstante und voneinander durch scharfe Lücken getrennte Objekte. Sie waren die „nicht-dimensionalen“ Arten, wie sie John Ray und Gilbert White in England und Linnaeus in Schweden bekannt waren.

In einer Reihe von Analysen hat Mayr seit 1946 darauf hingewiesen, daß der Artbegriff nur dort seine volle Bedeutung hat, wo verschiedenen Arten angehörige Populationen miteinander in Berührung kommen. Dies geschieht in lokalen Situationen ohne die Dimensionen Raum (Geographie) und Zeit. In einer solchen nicht-dimensionalen Situation bezeichnet der Ausdruck „Art“ eine Beziehung, wie das Wort „Bruder“. Ein Bruder

zu sein ist nicht eine Eigenschaft, die einem Individuum innewohnt, denn es hängt einzig und allein von der Existenz eines Geschwisters ab. Gleichmaßen ist eine Population nur im Verhältnis zu anderen sympatrischen Populationen eine Art. Die Funktion des Artbegriffs besteht darin, den Status von nebeneinander existierenden Individuen und Populationen festzulegen. Für den Ökologen und für den Verhaltensforscher ist es von grundlegender Bedeutung zu wissen, ob solche Individuen derselben Art angehören oder nicht. Diese Biologen haben es fast ausschließlich mit nicht-dimensionalen Situationen zu tun. Ob zwei Populationen, die weder im Raum noch in der Zeit miteinander in Berührung kommen, der gleichen Art angehören oder nicht, ist in den meisten Fällen biologisch uninteressant, wenn nicht überhaupt irrelevant.

Allerdings gibt es drei Gruppen von Biologen, die sich aufgrund ihres Forschungsstandes gezwungen sehen, über die nicht-dimensionale Situation hinauszugehen: Es sind dies die Taxonomen, die Paläontologen und die Evolutionisten. Sie kommen nicht umhin, Populationen in Kategorien einzustufen, die einander in Raum und Zeit vertreten und sogenannte geographische oder zeitliche Variation aufweisen. Wie werden diese Wissenschaftler mit den Problemen fertig, die die multidimensionalen Arten aufwerfen?

Variation in der Raum-Dimension

Beginnen wir mit dem Problem der geographischen Variation. Als man daran ging, Populationen verschiedener Länder zu vergleichen und in die geeignete Kategorie einzuordnen, stieß man auf Schwierigkeiten aller Art [20]. Anscheinend war es Buffon, der bei seinem Studium der Tiere Nordamerikas als erster Forscher auf dieses Problem stieß. Er fand dort nicht nur Säugetiere vor, die europäischen Arten sehr ähnlich waren, wie Biber, Elch und Rothirsch, sondern auch viele Vögel, die anscheinend mit wohlbekannten europäischen Arten verwandt waren. Durch diese Beobachtungen veranlaßt, bemerkte er:

Ohne die Ordnung der Natur ins Gegenteil zu verkehren, könnte es möglicherweise so sein, daß alle Tiere der Neuen Welt grundlegend dieselben sind wie diejenigen der Alten Welt, von denen sie abstammen. Man könnte weiterhin den Gedanken nahelegen, daß diese Tiere kleiner geworden sind, sich in ihrer Form geändert haben usw., da sie von den restlichen Tieren durch ungeheure Ozeane und unpassierbares Land getrennt gewesen sind und mit der Zeit all die Eindrücke erhalten und all die Auswirkungen des Klimas erlitten haben, welches aus eben denselben Gründen, die die Trennung verursacht haben, selbst anders geworden ist. Das sollte uns jedoch nicht daran hindern, sie heute als Tiere verschiedener Arten zu betrachten (*Oeuvres Phil.*, S.382).

Aus Gründen der Bequemlichkeit haben die meisten Autoren alle Vikarianten als Arten klassifiziert.

Einige Naturforscher zogen allerdings eine andere Lösung vor. Auf seinen Reisen nach Sibirien entdeckte Pallas gleichfalls zahlreiche vikariierende Vertreter europäischer Arten. Solche fand er auch in den Sammlungen anderer russischer Forscher, die Expeditionen ins östliche Asien unternommen hatten. Obgleich er erkannte, daß es sich hier um neue Taxa handelte, stufte er sie gewöhnlich als „Varietäten“ ein. Diese beiden Lösungen des Problems der Einstufung geographischer Vertreter zuvor bekannter Arten soll-

ten während der nächsten 150 Jahre miteinander konkurrieren. Die Mehrheit der Taxonomen nannte jede geographische Variante eine verschiedene Art, der Ornithologe Gloger (1833) empfahl jedoch, alle derartigen geographischen Varianten als Rassen oder Varietäten zu behandeln; dabei hob er hervor, daß viele, wenn nicht die meisten Vogelarten geographisch variieren.

Zwei Entwicklungen waren notwendig, um dieser Kontroverse ein Ende zu setzen. Erstens die Ablehnung des Essentialismus mit seinem Beharren auf der Konstanz der Artessenz. Dadurch wurde es möglich, die Tatsache anzuerkennen, daß es geographisch variable Arttaxa gibt und daß man eine infraspezifische Terminologie zur Bezeichnung dieser Variabilität entwickeln mußte. Die zweite Entwicklung war die Einsicht, daß man es mit zwei völlig getrennten Problemen zu tun hatte: mit der Abgrenzung dieser Taxa einerseits und mit der Aufstellung unzweideutiger Kriterien für die Einordnung dieser Taxa entweder in die Artkategorie oder in eine infraspezifische Kategorie andererseits. Um ein Taxon einstufen zu können, muß man einen Begriff von der Kategorie haben, in die man es einordnen will. Aus diesem Grunde war es unerläßlich, einen eindeutigen Artbegriff zu entwickeln.

Infraspezifische Kategorien

Die Essentialisten wußten nicht, wie sie mit der Variation umgehen sollten, besaßen doch definitionsgemäß alle Angehörigen einer Art dieselbe Essenz. Wenn man Individuen fand, die stark von der Norm der Art abwichen, hielt man sie für eine andere Art; differierten sie nur wenig, so galten sie als „Varietät“. Die Varietät (*varietas*) war die einzige Unterteilung der Art, die von Linnaeus und den frühen Taxonomen anerkannt wurde, wobei eine Varietät alles einschloß, was vom idealen Typ der Art abwich. In seinem Werk *Philosophia Botanica* (1751, These 158) beschrieb Linnaeus die Varietät folgendermaßen: „Es gibt so viele Varietäten, als verschiedenartige Pflanzen aus dem Samen derselben Art hervorgekommen sind. Die Varietät ist eine Pflanze, die aus einer zufälligen Ursache verändert ist: Klima, Boden, Wärme, Winde usw., die daher auf geändertem Boden wieder zurückschlägt.“ Hier definierte Linnaeus die Varietät als eine nichtgenetische Abänderung des Phänotyps. Doch bei seiner Erörterung von Varietäten im Tierreich (These 259) verstand er darunter auch genetische Varianten, wie Haustierrassen, und verschiedene Sorten von Varianten innerhalb von Populationen. Als Beispiel führte er an: „weiße und schwarze, große und kleine, fette und magere Kühe, Kühe mit glattem oder wolligem Fell, ebenso die Rassen des Haushundes“. Offensichtlich bestand die Kategorie „Varietät“ in Linnaeus' Schriften aus einer höchst zusammengewürfelten Ansammlung von Abweichungen vom Arttypus. Weder unterschied er zwischen erblichen und nicht-erblichen Varietäten, noch zwischen solchen, die sich auf Individuen bzw. auf verschiedene Populationen (etwa Haustier- und geographische Rassen) beziehen. Diese Verwirrung der Begriffe hielt zweihundert Jahre lang an, und einige Reste davon sind sogar noch in der zeitgenössischen Literatur zu finden. Die Anwendung desselben Ausdrucks „Varietät“ auf derart unterschiedliche Phänomene wie individuelle Varianten und unterscheidbare Populationen war einer der Gründe, warum Darwin das fundamentale Problem der Speziation nicht klarer sah (Mayr, 1959b).

Die geographischen Varietäten gewannen in der Geschichte der Systematik und des Evolutionismus besondere Bedeutung. Zum Beispiel erkannten Pallas und Esper (Mayr,

1963, S. 335) bereits im 18. Jahrhundert, daß geographische Rassen etwas völlig anderes sind als gewöhnliche Varietäten, und versuchten dies terminologisch zum Ausdruck zu bringen. Mit der Zeit bezeichnete man solche Varietäten als „Unterarten“, behandelte sie aber immer noch völlig typologisch. Fast bis zum Ende des 19. Jahrhunderts galt die Subspezies als eine taxonomische Einheit wie die morphologische Art, jedoch von niedrigerem kategorischen Rang [21]. Diese typologische Interpretation der Subspezies wurde nur sehr langsam durch eine Auslegung im Sinne des Populationsdenkens ersetzt. Heute definiert man eine Subspezies als „die Zusammenfassung phänotypisch ähnlicher Populationen einer Art, die ein geographisches Teilgebiet des Areals der Art bewohnen und sich taxonomisch von anderen Populationen der Art unterscheiden“ (Mayr, 1969, S. 41; zit. nach der dt. Ausg. 1975, S. 45). Die Subspezies ist eine für den Taxonomen praktische Einheit, aber keine Einheit der Evolution.

Etwa Mitte des 19. Jahrhunderts begannen die fortschrittlicheren Zoologen, insbesondere jene, die sich auf Vögel, Fische, Schmetterlinge und Mollusken spezialisiert hatten, zu erkennen, daß nicht nur nie zwei Individuen einer Population völlig identisch sind, sondern daß sich auch die meisten Populationen in den Mittelwerten vieler Merkmale voneinander unterscheiden. Welche Folgen diese neue Einsicht auf die Evolutionstheorie hatte, wird in einem späteren Kapitel zu erörtern sein, sie wirkte sich jedoch auch auf die Klassifikation der Arten aus.

Wenn eine Population „taxonomisch“ (was gewöhnlich gleichbedeutend war mit morphologisch) von zuvor benannten Populationen abwich, so wurde sie als neue Unterart beschrieben. Ein weiterer Name wurde dann dem Artnamen hinzugefügt, und so ergab sich für die Unterart eine trinomiale Bezeichnung. Die britische Rasse der weißen Bachstelze *Motacilla alba*, zum Beispiel, wurde zu *Motacilla alba* var. *lugubris*. Mit der Zeit ließ man die Bezeichnung „var.“ weg und benannte die Subspezies einfach mit Trinomen, in diesem Fall *Motacilla alba lugubris*. Schlegel (1844) wandte als erster Autor dreigliedrige Benennungen systematisch an.

Gleichzeitig wurde eine Tendenz, die schon in den Schriften von Esper vorhanden gewesen war, zur Tradition: nämlich den Terminus „Varietät“ auf individuelle (innerhalb der Population auftretende) Varianten, und den Ausdruck „Unterart“ auf geographische Rassen zu beschränken (Mayr, 1942, S. 108–113).

Die Konsequenz, mit der der Ausdruck „Subspezies“ auf geographische Rassen angewandt wird, ändert sich von einer taxonomischen Gruppe zur anderen. Viele Botaniker nennen sogar heute noch geographische Rassen Varietäten. In bestimmten Bereichen der Zoologie wird der Ausdruck „Varietät“ ausschließlich für individuelle Varianten benutzt, während geographische Rassen entweder ignoriert (wenn unbedeutend) oder zum Rang vollwertiger Arten erhoben werden. In der Pflanzen- wie auch in der Tiertaxonomie sind wir von einer konsequenten Benennung immer noch weit entfernt.

Polytypische Taxa der Kategorie Art

Unterarten werden nur bei einigen Arten anerkannt. Einige Autoren waren der Ansicht, derartige Arttaxa sollten terminologisch unterschieden werden, und schlugen verschiedene Namen für sie vor. Rensch (1929) befürwortete den Ausdruck *Rassenkreise*, während Mayr (1942) den international besser geeigneten Terminus *polytypische Arten* be-

nutzte, der ursprünglich von Julian Huxley eingeführt worden war. Dieser Ausdruck ist heute zur Beschreibung von Arten, die aus einer Reihe von Unterarten bestehen, allgemein in Gebrauch (Mayr, 1969, S.37–52).

Zuerst nahm man an, die Anerkennung polytypischer Arten würde die Entwicklung eines neuen Artbegriffs erfordern. Doch sobald terminologisch zwischen „Kategorie“ und „Taxon“ unterschieden worden war, zeigte sich, daß die polytypische Art lediglich einen Sonderfall des Arttaxon darstellt, aber keinerlei Veränderung des Konzepts der biologischen Artkategorie notwendig macht.

Die Anerkennung polytypischer Arttaxa durch die neue Systematik hatte eine erhebliche Klärung und Vereinfachung der Klassifikation auf der Artstufe zur Folge. In der Ornithologie zum Beispiel erlaubte die konsequente Anwendung des polytypischen Artkonzepts eine Herabsetzung der Zahl anerkannter Arttaxa von über 20 000 im Jahre 1920 auf gegenwärtig rund 9 000.

Der Fortschritt zur modernen Arttaxonomie war in den verschiedenen Fachgebieten der Biologie höchst ungleich. Zum Beispiel waren bis 1930 mehr als 95 Prozent aller Vogelarten beschrieben und seitdem wurden nur etwa drei bis vier neue Arten pro Jahr entdeckt. Daher waren die Taxonomen vorwiegend bestrebt, die Gültigkeit von Unterarten zu beurteilen und polytypische Arten abzugrenzen. Bei anderen Gruppen werden immer noch derart viele neue Arten entdeckt, daß die Anwendung des polytypischen Artbegriffs kaum begonnen hat.

Bis heute haben die Ornithologen noch keine vollständige Einstimmigkeit über die Behandlung von Unterarten erzielt. Im 19. Jahrhundert war die Situation jedoch nahezu chaotisch gewesen (Stresemann, 1975, S.243–268): Einige Autoren ließen geographisch isolierte Populationen ganz und gar unberücksichtigt, solange sie nicht auffallend anders waren; andere beschrieben sie als Unterarten, und wieder andere nannten jede dieser Populationen eine vollwertige Art. Etwa um 1890 war es gelungen, die Kluft zwischen den auseinandergehenden Meinungen etwas zu verringern. Man war überein gekommen, daß unterscheidbare Populationen anerkannt werden sollten, doch herrschten immer noch Gegensätze in bezug auf die Frage, welche dieser Populationen als Unterarten und welche als Arten zu bezeichnen seien. Unter dem Einfluß der führenden amerikanischen Ornithologen Baird, Coues und Ridgway übernahm man das Prinzip, alle Populationen, deren Variation mit derjenigen der Elternpopulation überlappte, als Unterarten zu bezeichnen. Dieses Prinzip drückte sich in dem Slogan aus: „Der kontinuierliche Übergang ist Prüfstein des Trinominalismus“. Im Einklang mit dem von diesen Autoren vertretenen morphologischen Artbegriff nannte man jede isolierte Population, die einen deutlichen morphologischen oder farblichen Unterschied aufwies, eine Art. Dieses Kriterium für die Anerkennung von Arttaxa wurde international in weiten Kreisen übernommen, etwa in der oben erwähnten Artdefinition von Lankester-Wallace.

Der deutsche Ornithologe Ernst Hartert nahm Anstoß an dieser engen Auffassung der Subspezies und ersetzte sie durch ein neues Kriterium, das der geographischen Vertretung. Selbst wenn eine geographisch repräsentative Population verschieden war, und „auch wenn man keine dazwischenliegende Formen besitzt ... zeigt man die Nähe der Verwandtschaft“, wenn man sie eine Unterart nennt. Seine Definition der Unterart war somit eine Folgerung aus dem biologischen Artbegriff. Zwar stieß Harterts Prinzip auf heftigen Widerstand seitens des ornithologischen Establishment in Amerika wie auch in Europa, doch fand es bald Anhänger in Deutschland (Meyer, Erlanger, Schalow) und in

Österreich (Tschusi, Hellmayr) und errang in den zwanziger Jahren des 20. Jahrhunderts unter der Führung von Erwin Stresemann einen kompletten Sieg.

Stresemann und einige seiner Anhänger gingen jedoch bei der Anwendung des Prinzips des geographischen Vikariierens häufig zu weit. Sie neigten dazu, zum Teil unter dem Einfluß der *Formenkreislehre* von Otto Kleinschmidt, jede allopatrische Art auf den Rang einer Unterart zu reduzieren (siehe Stresemann, 1975). Es war Rensch (1929), der diesem übermäßigen „lumping“ Einhalt gebot. Er schlug vor, man solle nicht nur Gruppen von geographisch repräsentativen Unterarten (d. h. polytypische Arten) anerkennen, sondern auch Gruppen von geographisch repräsentativen Arten, die er *Artenkreise* nannte und Mayr in „Superspezies“ umbenannte. Superspezies sind Gruppen von geographisch vikariierenden Populationen (die früher als polytypische Arten betrachtet wurden), deren Angehörige (die von Amadon „Allospezies“ genannt wurden) lange genug isoliert waren, um das Artniveau erreicht zu haben. In den letzten Jahrzehnten bestand die Taxonomie der Vögel hauptsächlich in der sorgfältigen Prüfung polytypischer Arten, insbesondere in Inselregionen, um festzustellen, welche isolierten und ausgeprägten Unterarten in den Rang von Allospezies erhoben werden sollten. Den größten Wert hat die Anerkennung von Superspezies für die zoogeographische Forschung.

Superspezies kommen auch bei vielen anderen Organismengruppen vor, doch tritt dies nicht zutage, solange nicht ein Spezialist die Areale der am nächsten verwandten Arten auf der gleichen Karte absteckt. Sehr häufig berühren sich die Grenzen solcher Arten oder überschneiden sich leicht (parapatrische Verbreitung); dabei kann geringfügige Bastardierung auftreten oder fehlen. Die Froschgruppe *Rana pipiens* in Nordamerika, die in den vierziger Jahren dieses Jahrhunderts als weitverbreitete polytypische Art galt, ist seitdem als eine Superspezies erkannt worden, die sich aus mindestens sechs (Allo-)Spezies zusammensetzt.

Bei keiner anderen Tiergruppe ist die Taxonomie so ausgereift wie bei den Vögeln. Aus diesem Grunde sind die Vögel nicht nur bei Evolutionsstudien, sondern auch in der Ökologie von besonderem Wert. Bei den meisten anderen Tiergruppen ist die Anwendung biologisch definierter, polytypischer Arten weit weniger fortgeschritten. Manches deutet darauf hin, daß die Situation bei den Vögeln besonders einfach ist, da viele der Schwierigkeiten, denen sich die Erforscher anderer Tier- und Pflanzentaxa gegenübersehen, bei den Vögeln nicht zu existieren scheinen. Chromosomenvariation zum Beispiel scheint sehr geringfügig zu sein, und Polyploidie zu fehlen. Zwischenartliche Bastardierung ist so selten, daß sie keine Probleme aufwirft, und ebensowenig gibt es ökologische Spezialisierungen oder Anpassungen an spezifische Wirte, die Schwierigkeiten bereiten würden. Beginnende Speziation scheint ausschließlich auf dem Wege über geographisch isolierte Populationen zu erfolgen. Dies verleiht der Vogelart eine Einfachheit, die bei den anderen Taxa selten ist (Mayr und Short, 1970). Ein beträchtliches Maß an zusätzlicher Forschung wird nötig sein, um festzustellen, ob man, um den komplexen Situationen in anderen Tier- und Pflanzengruppen gerecht zu werden, den vorherrschenden Artbegriff modifizieren muß oder nicht und ob eventuell weitere Sorten von Arttaxa anerkannt werden müssen.

Variation in der Zeitdimension

Die Paläontologen haben bei der Abgrenzung von Arttaxa mit besonders großen Schwierigkeiten zu kämpfen. Beim Vergleich von Fossilien von verschiedenen Fundstellen haben sie es sowohl mit der Zeitdimension als auch mit der geographischen Dimension zu tun. Der Erforscher rezenter Biota befaßt sich mit einer Momentaufnahme der evolutiven Kontinuität, während sich die organische Vielgestaltigkeit dem Paläontologen als ein Kontinuum darstellt. Angesichts dieser Schwierigkeiten sind die Paläontologen bis vor sehr kurzer Zeit dem Artproblem insgesamt ausgewichen. Simpson erwähnt in seinem Werk *Tempo and Mode in Evolution* (1944) die Arten praktisch überhaupt nicht, und wenn, so lediglich in Verbindung mit der Speziation, wie etwa:

„Die phyletischen Linien . . . setzen sich aus aufeinanderfolgenden Arten zusammen, und aufeinanderfolgende Arten sind ganz etwas anderes als gleichzeitige Arten, die bei der Speziation im üblichen Gebrauch des Wortes betroffen sind.“ (S.202, zit. nach der dt. Ausgabe 1951, S.282).

Wie der Neontologe muß auch der Paläontologe versuchen, sein Problem zu lösen, indem er sich zunächst mit der nichtdimensionalen Situation befaßt. Dieses Vorgehen ist möglich, da die an einem Fundort (in einem begrenzten Horizont) entnommene Stichprobe normalerweise eine nicht-dimensionale Situation darstellt. Hier kann der Paläontologe eine eindeutige Entscheidung treffen. Die Variation, die er hier vorfindet, ist entweder die einer einzigen Population, oder aber stellt mehrere Arten dar. Subspezies in der Raum- und Zeitdimension sind durch den Charakter der Situation ausgeschlossen. Die Analyse derartiger monotopischer Stichproben liefert den Maßstab, der dann beim Vergleich von in Raum und Zeit verschiedenen Serien anzulegen ist. Das Aufspalten des an einem einzigen Fundort gesammelten Materials in zahlreiche „Varietäten“, wie das einige Wirbellosenpaläontologen getan haben, mag zwar bei stratigraphischen Untersuchungen eine Hilfe sein, ist jedoch biologisch nicht zu vertreten. Unter biologischem Gesichtspunkt ist es sogar noch weniger sinnvoll, wenn Paläobotaniker für Blätter, Stämme, Blüten und Samen, die in denselben Lagerstätten vorgefunden werden, getrennte „Arten“ anerkennen. Man muß zugeben, daß sogar solche nicht-dimensionale Aufsammlungen schwierige Probleme aufwerfen. Es ist nicht immer leicht zu bestimmen, ob gewisse Phäne Vertreter verschiedener Arten sind oder ob es sich bei ihnen nur um Alters- oder Geschlechtsunterschiede handelt. Bei Gruppen, in denen Zwillingsarten auftreten, lassen sie sich in dem Fossilienmaterial vermutlich niemals voneinander trennen. Doch handelt es sich hierbei eher um technische Schwierigkeiten als um begriffliche.

Begriffliche Schwierigkeiten entstehen, wenn der Paläontologe gezwungen ist, die lokalen Arten einer einzigen Lokalität in den multidimensionalen Raum der Geschichte des Lebens hinein zu stellen. Anhand welcher Kriterien soll er seine Arttaxa abgrenzen? Jede phyletische Linie ist ein offenes System. Wo soll man bei einer solchen Kontinuität den Anfang und das Ende einer Art ansetzen? Hennig (1950) aus der kladistischen Schule versucht sich aus diesem Dilemma zu befreien, indem er die Art einfach als das Segment einer phyletischen Linie zwischen zwei Abzweigungspunkten definiert. Dabei wird jeder Bezug zur Fortpflanzungsisolation außer acht gelassen, abgesehen davon, daß diese Definition, die sich ausschließlich auf eine begrenzte Zahl ancestraler oder abgeleiteter Merkmale stützt, stark typologisch ist. Zudem ist sie strikt formalistisch, da in diesem Schema Art *a* automatisch zu Art *b* wird, wenn eine andere Art *c* abzweigt, selbst

wenn nichts einen Unterschied zwischen Art *a* und Art *b* beweist. Der Kladist E. O. Wiley (1978) bemerkte kürzlich, daß „keine vermutete getrennte, einzelne, evolutive Stammeslinie in eine Reihe von Ahnen- und Nachkommenarten aufgeteilt werden darf“. Hennig und seine Nachfolger übersehen eine fundamentale Tatsache: Artbildung in peripheren isolierten Populationen hat keinen Einfluß auf den Hauptstamm der Art; er fährt in seiner Entwicklung fort, ohne seinen Artstatus zu ändern, da er ja von dem Abzweigen peripherer Tochterarten nicht berührt wird.

Die formalistische „Lösung“ des Problems der Art in der Zeitdimension ist somit keine Lösung. Wie Simpson (1961 a, S. 165) sehr richtig bemerkt, weisen (außer in Fällen saltationistischer Evolution) alle Entwicklungslinien eine vollkommene evolutive Kontinuität auf, so daß man, wenn man eine derartige Linie nicht in Ahnen- und Nachkommen-Arten aufteilen würde, „mit dem Menschen anfangen und, immer noch in der Spezies *Homo sapiens*, bis zu einem Protisten zurückgehen könnte“. Wie aber unterteilt man eine solche Linie in eine Abfolge von Arten?

Simpson hat das Problem durch die Einführung eines neuen Artbegriffs zu lösen versucht, den der *evolutionären Art*: „Eine evolutionäre Art ist eine Abfolge (eine Sequenz von Ahnen- und Nachkommen-Populationen), die sich getrennt von anderen entwickelt und ihre eigene einheitliche evolutive Rolle und Tendenzen hat“ (1961, S. 153). Die Schwäche dieser Definition liegt natürlich darin, daß sie auch auf die meisten beginnenden Arten (wie geographisch isolierte Subspezies) zutrifft. Diese entwickeln sich ebenfalls getrennt und spielen eine eigene einheitliche evolutive Rolle, sind aber, solange sie keine Fortpflanzungsisolierung erworben haben, keine Arten. Außerdem: was genau ist mit „einheitliche evolutive Rolle“ gemeint? Simpson definiert eine phyletische Linie, nicht aber eine Art.

Abgesehen davon sagt uns diese Definition nicht im geringsten, wie wir eine Sequenz von Arttaxa in der Zeit abzugrenzen haben. Sind die von Gingerich (1977) beschriebenen Sequenzen zeitlicher Arttaxa von *Plesiadapis* und anderen Säugetieren aus dem Paläozän-Eozän gute Arten oder lediglich Subspezies? Die Antwort: wenn sie unterschiedliche „einheitliche evolutive Rollen“ haben, so sind es Arten, ist keine Antwort, denn wie sollen wir das jemals feststellen? Simpsons Definition ist im wesentlichen eine typologische Beschreibung, wobei übersehen wird, daß die vom Gesichtspunkt der Evolution gesehen interessantesten Arttaxa polytypische Arten sind. Viele Populationen und Rassen derartiger Komplexe unterscheiden sich erheblich in ihrer Nischenausnutzung; sie haben keine einheitliche evolutive Rolle. Bei der paläontologischen Artdefinition versucht man, die nicht-dimensionale Definition durch eine eindimensionale (Dimension Zeit) zu ersetzen, doch verwickelt man sich in Widersprüche, da die „horizontalen“ Dimensionen (Länge und Breite) unberücksichtigt bleiben. Die Hauptschwäche der sogenannten evolutionären Artdefinition liegt darin, daß sie das entscheidende Problem der Art herunterspielt (wenn nicht sogar unberücksichtigt läßt), nämlich Ursache und Aufrechterhaltung von Diskontinuitäten zwischen den Arten, und sich stattdessen auf die Frage konzentriert, wie multidimensionale Arttaxa abzugrenzen seien. Doch erfüllt sie noch nicht einmal den begrenzten Zweck, darüber zu informieren, wie solche offenen Systeme abzugrenzen sind [22]. Nebenbei gesagt, hat es schon früher Bemühungen gegeben, das Kriterium „in der Evolution befindlich“ in eine Artdefinition aufzunehmen (etwa seitens Alfred Emerson); sie setzten sich jedoch nicht durch, da man die Irrelevanz und Unbrauchbarkeit dieses Kriteriums erkannte.

Doch ist die Lage für die Paläontologie nicht völlig hoffnungslos. Viele phyletische

Linien sterben aus und damit wird der Linie bei der letzten Art ein natürliches Ende gesetzt. Ferner: viele Arten entstehen recht schnell in einer peripher isolierten Gründerpopulation oder an einem vorübergehenden Zufluchtsort. Damit ist der Beginn der ersten Art einer neuen Stammeslinie gegeben. Lediglich in den Fällen einer Sequenz von Ahnen-Nachkommen-Arten, die in einer einzigen phyletischen Linie allmählich ineinander übergehen, ist eine scharfe Abgrenzung zwischen zeitlichen Arttaxa unmöglich. Hier weigert sich die biologische Evolution, den Wünschen des Taxonomen zu entsprechen. Zum Glück sind die Fossilienfunde sozusagen zuvorkommender. Ihre Unzulänglichkeit läßt gewöhnlich genügend Lücken in den Entwicklungslinien, um eine Abgrenzung vertikaler Arttaxa zu gestatten, so künstlich dies auch sein mag. Es sieht so aus, als müßten wir uns mit dieser Kompromißlösung zufriedengeben, zumal das Belegmaterial die Behauptung einiger Verfechter der Theorie der „unterbrochenen Gleichgewichte“ (punctuated equilibria) (siehe Kapitel 13) nicht zu bestätigen scheint; sie besagt, daß eine phyletische Artbildung niemals stattfände, und alle neue Arten in Gründer- (oder in Refugien lebenden) Populationen, oder sogar durch Saltationen entstünden.

Die Bedeutung der Art in der Biologie

Wer nicht mit Arten, sondern mit Zellen oder Molekülen arbeitet, mag aufgrund der nie aufhörenden Diskussion um die Definition der Artkategorie zu der Überzeugung kommen, die Art sei ein willkürlicher und unbedeutender Begriff in der Biologie. Tatsächlich jedoch nimmt die Einsicht in die Bedeutung der Arten ständig zu (Mayr, 1969). Es gab eine Zeit, da war die Artkategorie weitgehend ein Problem der Taxonomen. Später begannen die Genetiker die genetische Einheit der Arten hervorzuheben, indem sie entweder die Art als einen einzigen großen Genpool betrachteten oder die Koadaptation der Gene untereinander betonten. Dies wiederum beeinflusste die Beurteilung des Artbildungsprozesses, der heute nicht mehr, wie von Darwin, als zufälliger, stets gegenwärtiger Wandel, sondern als ein ziemlich drastisches Ereignis angesehen wird. Wir sind uns wieder dessen bewußt geworden, daß ein konkreter Schritt erforderlich ist, um von einer Art zur nächsten zu gelangen. Man weiß heute, daß die genetischen Veränderungen zwischen den Populationen einer Spezies häufig anderer Art und mit Sicherheit von geringerer Größenordnung sind als die genetischen Veränderungen, die von einer Art zu einer anderen führen.

Einer der wichtigsten Aspekte der Art ist ihre Fortpflanzungsisolierung gegenüber anderen Arten. Es liegt also auf der Hand, daß der Erwerb von Isolationsmechanismen in der Geschichte der Arten von entscheidender Bedeutung ist. Man mag eine Fülle genetischer Veränderungen in benachbarten und miteinander verbundenen Populationen einer Art finden, wenn diese jedoch nicht durch Fortpflanzungsbarrieren getrennt sind, gehören sie alle derselben Art an. Solange diese Schranken fehlen, kann die Vielgestaltigkeit der Populationen durch Genfluß, drastische Bastardierung oder konvergierende Selektionsdrucke wieder rückgängig gemacht werden. Der Punkt, an dem keine Umkehr mehr möglich ist, ist erreicht, wenn eine sich entwickelnde Population Isolationsmechanismen gegenüber ihrer Elternpopulation erworben hat. Von diesem Punkt an kann die neue Art in neue Nischen und neue adaptive Zonen eindringen. Der Ursprung neuer höherer Taxa und aller evolutiver Neuheiten geht letzten Endes auf eine Gründerart zurück. Die Art ist daher die grundlegende Einheit der Evolutionsbiologie (Mayr, 1970, S. 373–374).

Die Rolle, die der Art in der Evolution zukommt, ist häufig unterschätzt worden. Huxley (1942) sah in der Artbildung großteils „einen biologischen Luxus, ohne Auswirkungen auf die großen und fortlaufenden Trends des Evolutionsprozesses“. Mayr (1963, S. 620–621) widersprach dieser Auslegung energisch: „Eine üppige Vervielfältigung der Arten ist eine Vorbedingung für den Evolutionsprozeß. Jede Art ist ein biologisches Experiment. ... Soweit es eine beginnende Art betrifft, gibt es keine Möglichkeit vorherzusagen, ob die Nische, in die sie eindringt, eine Sackgasse oder das Tor zu einer großen neuen adaptiven Zone ist. ... Zwar mag der Evolutionist von umfassenden Phänomenen sprechen, wie Trends, Anpassungen, Spezialisierungen und Regressionen, doch sind diese von dem Fortschreiten der Einheiten, an denen diese Trends sichtbar werden (der Spezies) nicht zu trennen. Die Arten sind die eigentlichen Einheiten der Evolution.“

Die Art ist darüber hinaus in hohem Maße die grundlegende Einheit der Ökologie. Da sich die Ökosysteme aus Arten zusammensetzen, läßt sich kein Ökosystem völlig verstehen, solange man es nicht in die Arten zerlegt hat, aus denen es sich zusammensetzt, und solange die gegenseitigen Wechselwirkungen dieser Arten nicht verstanden sind. Eine Art ist eine Einheit, die sich, ungeachtet der Individuen, aus denen sie besteht, mit anderen Arten in Wechselwirkung befindet, mit denen sie sich in die Umwelt teilt (vgl. Cody und Diamond, 1975). Diese wechselseitige Beziehung zwischen den Arten ist der Hauptforschungsgegenstand der Ökologie.

Infolge der Tatsache, daß die Isolationsmechanismen eine Art zu einer Fortpflanzungsgemeinschaft machen, ist die Art im Tierreich auch eine wichtige Einheit der Verhaltensforschung. Individuen, die derselben Art angehören, besitzen alle Komponenten des Brautwerbeverhaltens als identisches Signalsystem. Darüber hinaus haben die Angehörigen einer Art viele andere Verhaltensmuster gemeinsam, insbesondere alle, die mit sozialem Verhalten zu tun haben.

Da die Art eine – wenn nicht sogar die wichtigste – Einheit der Evolution, der Systematik, der Ökologie und der Ethologie ist, ist sie eine ebenso wichtige Einheit der Biologie wie, auf einem niedrigeren Integrationsniveau, die Zelle. Sie ist ein eminent brauchbarer, ordnender Mechanismus für viele wichtige biologische Phänomene. Wenn es auch keinen speziellen Namen für die „Wissenschaft von den Arten“ gibt, wie etwa den Namen „Zytologie“ für die Wissenschaft von den Zellen, so besteht doch kein Zweifel daran, daß es eine solche Wissenschaft gibt und daß sie sich zu einem der aktivsten Fachgebiete der Biologie entwickelt hat.

Schließlich ist die Art auch von großer praktischer Bedeutung. Ein großer Teil der Verwirrung und Mißverständnisse in mehreren Zweigen der Biologie, einschließlich der Physiologie, war auf die ungenaue, wenn nicht sogar falsche Identifikation der Art zurückzuführen, mit der der Forscher arbeitete. Wissenschaftler auf dem Gebiet der angewandten Biologie haben ständig mit Arten zu tun, gleichgültig, ob es um Krankheitsvektoren, Pathogene, Seuchen in der Land- oder Forstwirtschaft oder um Probleme wildlebender Tiere oder der Fischerei geht. Trotz der durch die genetische Einzigartigkeit jedes Individuums bedingten Variabilität besitzt das genetische Programm (DNA) fast jeder Art eine artspezifische Einheitlichkeit. Diese allseitige Präsenz der Arten wirft eine Vielzahl von Problemen hinsichtlich ihres Ursprungs und ihrer Bedeutung auf – Probleme, denen ein Hauptteil der gegenwärtigen Forschungstätigkeit in der Biologie gewidmet ist.

Teil II: Evolution

Es gibt wohl keinen Volksstamm, und sei er noch so primitiv, der nicht seine Mythen über den Ursprung des Menschen oder der Bäume, über die Entstehung der Sonne und vielleicht sogar der Welt als Ganzes hat. Eine gewaltige Schlange, ein Riesenvogel, ein Fisch oder ein Löwe oder irgendein anderes Geschöpf mit übernatürlichen Kräften oder schöpferischen Fähigkeiten waren die Kräfte, die bei der Entstehungsgeschichte eine Rolle spielten. Als sich die Religionen mit Gottheiten herausbildeten, da waren es diese Götter, die die Dinge und das Leben schufen. Bei den Griechen waren das z. B. Zeus, Athene, Poseidon und andere Götter. Die Schöpfungsgeschichte in der Bibel ist der Prototyp dieser Ursprungsvorstellung. Die meisten frühen Entstehungsgeschichten haben miteinander gemein, daß sie die Schöpfung als ein einmaliges Ereignis darstellen. Ergebnis dieses Schöpfungsaktes war eine statische, zeitlose Welt, deren einziger Wandel der Wechsel der Jahreszeiten und das Kommen und Gehen von Menschengenerationen war. Ein Evolutionsprozeß war für diese frühen Vertreter der Schöpfungslehre eine gänzlich fremde Vorstellung. Entgegengesetzten Behauptungen zum Trotz entstand ein echtes Evolutionsdenken erst bemerkenswert spät in der Geschichte [1].

7 Entstehungsgeschichten ohne Evolution

Im siebenten, sechsten und fünften Jahrhundert v. Chr. erlebten Handel und Gewerbe im östlichen Mittelmeerraum und Nahen Osten eine beispiellose Blüte. Viele Griechen, insbesondere die Ionier, die an der Küste Kleinasiens blühende Kolonialstädte gegründet hatten, bereisten Ägypten und Mesopotamien und lernten ägyptische Geometrie und babylonische Astronomie kennen. Allmählich wurde deutlich, daß viele Erscheinungen, die man zuvor dem Wirken von Göttern zugeschrieben hatte, auf „natürliche“ Weise erklärt werden konnten. Warum sollte man dann nicht auch Fragen nach dem Ursprung der Materie, der Erde und des Lebens stellen?

Und wer sollte derartige Fragen stellen? Nicht Wissenschaftler, denn bis zum späten Mittelalter und zur Renaissance gab es keine Wissenschaft, wie wir sie heute unter diesem Wort verstehen. Vielmehr waren es die Philosophen, die den Platz der Wissenschaftler innehatten, die nach der Wahrheit forschten und die Welt zu verstehen suchten, in der sie lebten. In Kapitel 3 haben wir mehrere philosophische Schulen beschrieben und werden uns nunmehr mit jenen befassen, die für die Evolution von Bedeutung waren (Guthrie, 1965). Von den Schriften der Vorsokratiker sind leider lediglich Fragmente erhalten, doch reichen diese aus, um zu vermuten, daß ein Großteil ihrer Lehren der babylonischen oder ägyptischen Tradition entstammte.

Der erste Philosoph, den wir kennen, war Thales von Milet. Er lebte etwa 625–547 v. Chr. und war in erster Linie Astronom, Geometer und Meteorologe. Biologische Phänomene interessierten ihn allem Anschein nach nicht. Er hielt das Wasser für das Urprinzip, und Aristoteles vermutete später, Thales habe dies getan, weil das Wasser eine so bedeutende Rolle im Tier- und Pflanzenleben spielt, wo sogar der Samen feucht ist. Außerdem haben viele Tiere in ihrem Lebenszyklus eine Beziehung zum Wasser.

Sein Schüler Anaximandros (etwa 610–546 v. Chr.) war zwar vor allem als Geograph und Astronom bekannt, doch galt sein Interesse weit mehr der Welt des Lebendigen. Er stellte eine vollständige, wenn auch reichlich phantastische Theorie der Weltenstehung auf, bei der Feuer, Erde, Wasser und Luft eine wichtige Rolle spielten. Die erste Generation der Lebewesen stellte er sich als durch Metamorphose entstanden vor, ähnlich der Metamorphose, durch die ein Insekt aus dem Puppenstadium hervorgeht:

Die ersten Tiere wurden in der Feuchtigkeit erzeugt und in dornige Borke eingeschlossen. Als sie älter wurden, wanderten sie auf das trockene Land, und nachdem ihre äußere Borke geborsten und abgeworfen war, überlebten sie eine kurze Weile in der neuen Lebensweise.

Der Mensch wurde am Anfang aus lebenden Dingen anderer Art erzeugt, denn während andere bald selbst nach ihrer Nahrung jagen können, bedarf der Mensch allein

einer langen Pflege. Wäre der Mensch zu Beginn so gewesen, so hätte er niemals überlebt. Daher wurden die Menschen im Innern dieser [fischähnlichen Geschöpfe] gebildet und blieben in diesen wie Embryonen, bis sie die Reife erreicht hatten. Dann endlich barsten die Geschöpfe und aus ihnen heraus traten Männer und Frauen, die imstande waren, für sich selbst zu sorgen. (Aus Toulmin und Goodfield, 1965, S. 36).

Dies ist keine Vorwegnahme der Evolution, wie gelegentlich behauptet worden ist, sondern bezieht sich auf die Ontogenie der Urzeugungen. Die nachfolgenden Philosophengenerationen, von Anaximenes (etwa 555 v. Chr.) über Diogenes von Apollonia (etwa 435 v. Chr.) und Xenophanes (etwa 500 v. Chr.) bis zu Parmenides (etwa 475 v. Chr.) akzeptierten die *generatio spontanea* aus Schlamm oder feuchter Erde.

Empedokles (etwa 492–432 v. Chr.) schlug eine absurde Theorie über die Entstehung der Lebewesen vor, derzufolge zuerst nur Teile von Körpern entstanden: Köpfe oder Glieder ohne Körper, Köpfe ohne Augen und Münder und so weiter. Sie trieben umher und zogen einander an, bis perfekte Verbindungen erreicht waren; unvollkommene Verbindungen gingen zugrunde. Dies als einen Vorläufer von Darwins Theorie der natürlichen Zuchtwahl zu bezeichnen, ist lächerlich, ist doch an dem Zusammenfügen komplexer Teile keinerlei Selektion beteiligt, und ebensowenig ist die Ausmerzung unvollkommener Exemplare ein Selektionsvorgang. Vielleicht wurde Empedokles ursprünglich durch die Existenz von Monstrositäten wie zweiköpfiger Kälber zur Aufstellung seiner Theorie angeregt.

In den Schriften von Anaxagoras (etwa 500–428 v. Chr.) und Demokrit (etwa 500–404 v. Chr.) finden wir die ersten Hinweise auf Adaptation. Für Anaxagoras war es ein nicht-materielles Prinzip, *Nous*, das den Anstoß zur Entstehung der Welt gab, ohne jedoch den späteren Lauf der Entstehung der Dinge zu lenken. Es war keine Theorie eines Schöpfungsaktes nach Plan, wie gelegentlich behauptet worden ist. Demokrit, der offenbar von den organischen Anpassungen fasziniert war, verzichtete bewußt darauf, irgendeine lenkende Kraft zu postulieren. Seiner Ansicht nach war vielmehr die Organisation – von Systemen – eine notwendige Folge der Eigenschaft der Atome. Demokrit war somit der erste, der die Frage nach Zufallsmechanismen oder immanenten zielgerichteten Tendenzen stellte. Er glaubte darüber hinaus an die harmonische Ordnung der Welt und warf Probleme auf, die Aristoteles später mit Hilfe des Teleologiebegriffes zu lösen suchte.

Insbesondere zwei Aspekte sind für die Vorstellungen der frühen griechischen Philosophen über die Weltentstehung bezeichnend (1). Die „Schöpfungs“akte werden sozusagen „entgöttert“, das heißt, Welt, Leben oder spezifische Lebewesen entspringen nicht dem Handeln eines Gottes, wie in der vorphilosophischen Zeit allgemein angenommen wurde, sondern werden als das Resultat der schöpferischen Macht der Natur verstanden (2). Die Ursprünge waren nicht-teleologisch, d. h. es lag ihnen keine Absicht oder kein Ziel zugrunde; vielmehr war das, was geschah, das Ergebnis des Zufalls oder einer irrationalen Notwendigkeit.

Diese Philosophen waren somit die ersten, die eine „natürliche“ Erklärung für die Welt der Erscheinungen anboten, das heißt, eine rationale Erklärung, die sich nur auf bekannte Kräfte und Materialien, wie Sonnenwärme, Wasser und Erde, berief. So naiv und primitiv diese Spekulationen dem modernen Geist auch erscheinen mögen, stellen sie doch sozusagen die erste wissenschaftliche Revolution dar, eine Ablehnung übernatürlicher zugunsten materialistischer Erklärungen.

Noch ein weiterer anscheinend grundlegender Unterschied besteht zwischen der Weltvorstellung der griechischen Philosophen und den geistlichen Verfassern der Bibel. Die Welt der Bibel ist eine junge Welt, deren Schöpfung erst um etwa 4000 v. Chr. stattgefunden habe, wie Bischof Usher später errechnete. Außerdem würde diese Welt bald wieder zu Ende gehen, nämlich am Jüngsten Tag. Daher war die Zeit ein unbedeutender Aspekt der biblischen Weltsicht. Andererseits erscheint uns die Behandlung der Zeit durch die griechischen Philosophen inkonsequent. Für uns moderne Menschen bedeutet Zeit Veränderung; die unter den Vorsokratikern vorherrschende Vorstellung war jedoch die einer ewigen Welt, einer Welt ohne signifikanten Wandel oder bestenfalls mit zyklischen Veränderungen, die früher oder später eine Rückkehr zur Ausgangssituation zur Folge haben würden, eine in einem Fließgleichgewicht befindliche Welt. Dies galt offenbar sogar auch für Heraklit und das ihm zugeschriebene Motto *panta rhei* („alles fließt“). Die Zeit, wenn auch unbegrenzt, war also für das griechische Weltbild von geringer Konsequenz; sie machte es nicht notwendig, die Welt der Ursprünge durch eine sich entwickelnde Welt zu ersetzen. Und die Ursprünge waren in der Tat von enormem Interesse für sie: die Entstehung des Universums, der Erde, des Lebens, der Tiere, des Menschen und der Sprache. Über darauffolgende Veränderungen dachte man, wenn überhaupt, dann nur wenig nach.

Ganz und gar anders argumentierte die Schule des Hippokrates (etwa 460–370 v. Chr.). Diese Ärzte legten größeres Gewicht auf Beobachtung und Empirie als auf rein gedankliche Ableitungen. Sie waren zweifellos von der Vererbung erworbener Eigenschaften und der Gültigkeit des Prinzips von Gebrauch und Nichtgebrauch überzeugt. Für die Unterschiede zwischen den Menschen, die an verschiedenen Orten leben, waren ihrer Ansicht nach Klima und andere regionale Faktoren verantwortlich.

Platon

Verstreut in den Lehren der ionischen Philosophen finden sich vielversprechende Ansätze für die Entwicklung eines Evolutionsdenkens, etwa unbegrenzte Zeit, Urzeugung, Umweltveränderungen sowie eine Betonung der ontogenetischen Veränderung im Individuum. Doch es gab keine Weiterentwicklung. In der Tat änderte die griechische Philosophie ihre Richtung bald danach ziemlich drastisch. Infolge des Einflusses des Parmenides und, sogar in noch stärkerem Maße, der Pythagoräer aus dem südlichen Italien, bewegte sich die Denkweise der griechischen Philosophie mehr und mehr in Richtung auf eine abstrakte Metaphysik und geriet zunehmend unter den Einfluß der Mathematik, insbesondere der Geometrie. Dies war die erste von unzähligen Episoden in der Geschichte der Biologie, wo die Mathematik oder die exakten Wissenschaften die Entwicklung der Biologie nachteilig beeinflussten. Die Beschäftigung mit der Geometrie brachte ein Suchen nach „unveränderlichen Realitäten“, nach Idealgestalten mit sich, die dem vergänglichen Fluß der Erscheinungen zugrundelagen. Mit anderen Worten, sie führte zur Entstehung des Essentialismus (siehe Kapitel 2), und diese Philosophie ist unvereinbar mit dem Evolutionsdenken.

Nachdem das Axiom, alle durch die Sinne beobachteten zeitlichen Veränderungen seien lediglich Permutationen und Kombinationen „ewiger Prinzipien“ erst einmal akzeptiert worden war, verlor die historische Abfolge von Ereignissen (die einen Teil des „Flusses“ darstellte) [ein anderer Teil war individuelle Variation], all seine grundlegende

Bedeutung. Sie war nur in dem Maße interessant, als sie Hinweise auf das Wesen der bleibenden Realitäten gab ... Die Philosophen befaßten sich stattdessen mit Fragen *allgemeiner Prinzipien* – der geometrischen Anordnung der Himmel, der mit den verschiedenen materiellen Elementen assoziierten mathematischen Formen ... Immer mehr wurden sie von der Idee einer unveränderlichen universellen Ordnung, eines „Kosmos“, besessen: dem ewigen und nicht-endenden Schema der Natur – einschließlich der Gesellschaft –, deren Grundprinzipien zu entdecken ihre besondere Aufgabe war (Toulmin und Goodfield, 1965, S. 40).

Diese neuen Vorstellungen fanden ihren glänzendsten Sprecher in Platon, dem großen Antihelden der Evolutionslehre. Platons Denkweise war die eines Geometers, und von biologischen Erscheinungen verstand er offensichtlich sehr wenig. Vier seiner Lehrsätze wirkten sich während der folgenden zweitausend Jahre besonders verhängnisvoll auf die Biologie aus. Der eine, wie schon gesagt, war der Essentialismus, der Glaube an konstante *eide*, unveränderliche, von den äußeren Erscheinungsformen getrennte und unabhängige Ideen. Der zweite war die Vorstellung eines belebten Kosmos, eines lebendigen, harmonischen Ganzen (Hall, 1969, S. 93), die es später so schwer machte zu erklären, wie eine Evolution hätte stattfinden können, da doch jede Veränderung die Harmonie stören würde. Drittens ersetzte er die Urzeugung durch eine schöpferische Kraft, einen Demiurg. Da Platon Polytheist und Heide war, war sein Weltbaumeister eine etwas weniger konkrete Figur als der Schöpfergott der großen monotheistischen Religionen. Doch wurde der Demiurg, der Baumeister, der die Welt schuf, später im Sinne des Monotheismus interpretiert. Diese Auslegung führte zur christlichen Tradition, derzufolge „es Aufgabe des Philosophen ist, den Bauplan des Schöpfers zu enthüllen“, und deren Einfluß noch bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts wirksam war (Physikotheologie, Louis Agassiz). Das vierte von Platons einflußreichen Dogmen war seine starke Betonung der „Seele“. Hinweise auf nicht-körperliche Prinzipien lassen sich auch bei den vorsokratischen Philosophen finden, aber nirgends so spezifisch, ausführlich und alles durchdringend wie bei Platon. Als dieses Prinzip später mit christlichen Vorstellungen verschmolz, machte der Glaube an die Seele es dem gläubigen Christen schwer, den Evolutionsgedanken aufzunehmen oder zumindest den Menschen und seine Seele mit in das Evolutionsschema einzubeziehen. Es ist oft darauf hingewiesen worden, welch eine Katastrophe Platons Schriften für die Biologie gewesen sind, auf keinen anderen Bereich dieser Wissenschaft trifft dies jedoch so sehr zu wie auf das Evolutionsdenken [1].

Aristoteles

Der erste große Naturforscher, von dem wir wissen, Aristoteles, scheint in idealer Weise dafür prädestiniert gewesen zu sein, als erster eine Evolutionstheorie zu entwickeln [2]. Er war ein hervorragender Beobachter und erkannte als erster eine stufenweise Anordnung in der lebendigen Natur. Ja, er war davon überzeugt, daß „die Natur in einer ungebrochenen Aufeinanderfolge von den unbelebten Objekten über die Pflanzen bis zu den Tieren reicht“. Viele im Meer lebende Tiere, so sagte er, wie Schwämme, Manteltiere und Seeanemonen, ähneln den Pflanzen mehr als den Tieren. Spätere Verfasser machten daraus die grandiose Idee der *scala naturae* oder der Großen Stufenleiter des Lebendigen (Lovejoy, 1936), die im 18. Jahrhundert unter den Anhängern von Leibniz das Aufkommen des Evolutionsgedankens erleichterte.

Nicht so bei Aristoteles. Viele seiner sonstigen Ansichten waren mit der Evolution nicht zu vereinbaren. Die Bewegung in der organischen Welt (von der Konzeption über die Geburt bis zum Tod) führt nicht zu einem permanenten Wandel, sondern lediglich zu einer einem Fließgleichgewicht vergleichbaren Kontinuität. Auf diese Weise sind Konstanz und Fortdauer vereinbar mit Bewegung und mit der Vergänglichkeit von Individuen und individuellen Erscheinungen.

Als Naturbeobachter fand Aristoteles überall genau abgegrenzte Arten, gleichbleibende und sich nicht ändernde Arten und, trotz des Gewichts, das er auf die Kontinuität der Natur legte, mußte diese Beständigkeit der Arten und ihrer Formen (*eide*) ewig sein. Aristoteles war nicht nur kein Evolutionist, es fiel ihm tatsächlich auch außerordentlich schwer, sich jegliche Art von Anfang vorzustellen. Für ihn war die natürliche Ordnung ewig und unveränderlich, und er hätte sich vermutlich ohne das geringste Zögern Huttons Satz angeschlossen: „Keine Spur eines Anfangs – keine Aussicht auf ein Ende!“

Es muß an dieser Stelle darauf aufmerksam gemacht werden, daß die unilineare Stufenleiter, die Aristoteles in der Welt sah, ein strikt statisches Konzept war. Wiederholt lehnte er die „Evolutionen“theorie des Empedokles ab. Es sei Ordnung in der Natur, und alles in der Natur habe seinen Zweck. Er erklärte unmißverständlich (*Gen. An.* 2.1.731b35), der Mensch wie auch Tier- und Pflanzengattungen seien ewig; sie könnten weder verschwinden, noch seien sie geschaffen worden. Der Gedanke, das Universum könne sich aus einem anfänglichen Chaos entwickelt haben, oder höhere Organismen könnten aus niederen hervorgegangen sein, war Aristoteles völlig fremd. Um es zu wiederholen: Aristoteles war gegen jede Art von Evolution. Die Biologen, einschließlich Darwins, haben immer eine große Bewunderung für Aristoteles gehegt, aber sie mußten auch mit Bedauern zugeben, daß sie ihn nicht zu den Evolutionisten zählen konnten. Diese Einstellung des Aristoteles gegen den Evolutionsgedanken war für die Entwicklung während der darauffolgenden zweitausend Jahre von entscheidender Bedeutung, wenn man bedenkt, welch gewaltigen Einfluß Aristoteles während jenes Zeitraums ausübte.

Von den nacharistotelischen Denkern werden die Epikureer gelegentlich als potentielle Evolutionisten erwähnt. Diese Interpretation ist falsch. Zugegeben, im Gegensatz zu Aristoteles waren sie tatsächlich an Ursprüngen interessiert. In dem Lehrgedicht des Lukrez „Über die Natur der Dinge“ wird die spontane Entstehung aller Arten von Geschöpfen, sogar die des Menschen, in einem weit zurückliegenden goldenen Zeitalter postuliert (Bailey, 1928; de Witt, 1954), doch jede evolutionäre Veränderung lehnt er resolut ab:

Denn jedes Ding hat seinen eigenen Wachstumsprozeß;
Alle müssen ihre wechselseitigen Verschiedenheiten bewahren,
Beherrscht von der Natur unumstößlichem Gesetz.

Er stellte sich die Erde so gewaltig in ihrer Schöpferkraft vor, daß sie nicht nur lebensfähige Kreaturen, sondern auch Monster und Schwächlinge erzeugte, die nicht überleben konnten und ausgemerzt wurden. Dieser Beseitigungsprozeß ist gelegentlich als eine frühe Theorie der natürlichen Auslese bezeichnet worden, was aber, wie wir noch sehen werden, irreführend ist.

So war es also gegen Ende des klassischen Zeitalters den Denkern noch nicht gelungen, sich von der Vorstellung einer entweder völlig statischen oder in einem Fließgleichgewicht befindlichen Welt zu befreien. Sie befaßten sich bestenfalls mit den Ursprüngen.

Eine geschichtliche Veränderung in der organischen Welt, organische Evolution, lag völlig außerhalb der Begriffsstruktur des Zeitalters.

Viele Historiker haben Überlegungen darüber angestellt, warum die Griechen mit der Begründung des Evolutionismus so erfolglos waren. Wir haben alle diese Gründe bereits berührt: Da war das Fehlen des Zeitbegriffes; und wenn es eine Zeitvorstellung gab, so die einer unwandelbaren Ewigkeit oder eines fortwährenden zyklischen Wandels, der immer wieder zu demselben Anfang zurückkehrte. Da war die Vorstellung von einem vollkommenen *Kosmos*, und da war der Essentialismus, ganz und gar unvereinbar mit einer Vorstellung von Variation oder Veränderung. Alle diese Lehren mußten an Kraft verlieren oder zerbrochen werden, bevor es möglich war, sich Evolution vorzustellen. Und dennoch legten gerade die Griechen in einer Hinsicht einen Grundstein der Evolutionsbiologie, und mehr als jeder andere war Aristoteles dafür verantwortlich: Die Evolution kann, wie wir heute wissen, nur mittels indirekter Beweise abgeleitet werden, wie sie uns die Naturgeschichte liefert; und es war Aristoteles, der die Naturgeschichte begründete.

Der Einfluß des Christentums

Während des Niedergangs des Römischen Reiches übernahm eine neue Ideologie die Führung des abendländischen Denkens, das Christentum. Sein Einfluß, wie auch der Einfluß der mächtigen kirchlichen Hierarchie, können nicht hoch genug eingeschätzt werden. Sie führten eine grundsätzlich andere Geisteshaltung ein und schafften die Freiheit des Denkens ab. Man konnte nicht mehr länger denken und spekulieren, wie es einem gefiel. Nunmehr war das Wort Gottes der Maßstab aller Dinge, und da dieses Wort in der Heiligen Schrift offenbart war, wurde sie zum Maßstab aller Dinge. An die Stelle einer zeitlosen Ewigkeit trat in der christlichen und der jüdischen Religion der Glaube an einen allmächtigen Urheber aller Dinge, der die Welt aus nichts geschaffen hatte und sie irgendwann, am Tag des Jüngsten Gerichts, abrupt beenden würde. Die Erschaffung der Erde durch Gott nahm sechs Tage in Anspruch, was für alle Arten von Ursprüngen ausreichte, nicht aber für irgendwelche Evolution. Und auch nach der Schöpfung war keine Zeit für Evolution gewesen, hatte man doch auf der Grundlage der in der Bibel genannten Genealogien ausgerechnet, daß die Welt erst vor relativ kurzer Zeit, nämlich erst 4000 v. Chr. geschaffen worden war. Und doch finden sich im Alten Testament viele Anspielungen auf lineare Abfolgen (etwa in den sechs Schöpfungstagen), die als Grundlage für das Evolutionsdenken eigentlich besser geeignet waren als die konstante wie auch die zyklische Welt der Griechen.

Die frühen Kirchenväter konnten es sich leisten, bei der Auslegung der Bibel relativ liberal zu sein, denn da jedermann ein überzeugter Christ war, bedeuteten Ketzereien keine Gefahr. Ebenso wenig gab es eine Wissenschaft, die eine strengere Einstellung notwendig gemacht haben könnte. Der Heilige Augustinus (Gilson, 1960) zum Beispiel erkannte zwar die Heilige Schrift als einzige Autorität an, doch war seine Interpretation der Schöpfung in gewissem Maße allegorisch. Seiner Ansicht nach wurden zu Anbeginn nicht nur fertige Dinge geschaffen, sondern ein großer Teil von Gottes Schöpfung bestand darin, daß er der Natur die Fähigkeit verlieh, Organismen zu produzieren. Deren Wesenheiten, deren „*naturae*“ wurden in der Tat am Anfang geschaffen, aber sie traten häufig erst viel später auf oder wurden erst viel später ins Leben gerufen. Alle Bestand-

teile der Natur, Land oder Wasser, haben die Fähigkeit, etwas Neues hervorzubringen, sei es nun unbelebt oder lebendig. Damit dürfte die *generatio spontanea* für die Gläubigen kein Problem sein; sie kann jederzeit auftreten.

Die tausend Jahre nach der Gründung des Christentums waren eine Periode deprimierenden geistigen Stillstands. Kennzeichnend für die scholastischen Universitäten waren ihre Versuche, durch legalistische, deduzierende Argumente zur Wahrheit zu gelangen. Aber die langen, sich endlos hinziehenden Kontroversen, die die Folge dieser Methode waren, waren zum Scheitern verurteilt. Das Wiedererwachen aus dieser Starre kam aus einer ganz anderen Richtung, war das Resultat eines neu auflebenden Interesses an der Natur, einer Wiedergeburt der Naturgeschichte, wie aus den Arbeiten Friedrichs II und des Albertus Magnus deutlich wird (siehe Kapitel 4). Ob Aristoteles-Anhänger oder nicht, die katholischen Gelehrten des Mittelalters behielten, trotz häufiger Bezugnahme auf eine Stufenleiter des Lebendigen oder eine große Hierarchie der Erscheinungsformen der Welt, den Glauben an die absolute Unveränderlichkeit aller Arten bei.

Vielleicht das wichtigste Ereignis in der Zeit der Scholastik war eine Revolte der scholastischen Philosophen im eigenen Lager. Es bildete sich eine Richtung heraus, die die Grundlehren des Essentialismus ablehnte, ihre Vertreter wurden später als *Nominalisten* bezeichnet [3]. Ihrer Ansicht nach gab es keine Essenzen; ja tatsächlich verfügen wir über nicht mehr als Namen, mit denen Gruppen von Objekten belegt werden. Sobald wir den Namen „Stuhl“ haben, können wir alle Gegenstände zusammenfassen, die unter die Definition Stuhl fallen, ob es sich dabei nun um Eßzimmerstühle, Gartenstühle oder Polsterstühle handelt. Die Angriffe der Nominalisten gegen den Essentialismus (genannt *Realismus*) zeigten die erste Erschütterung des Essentialismus an. Die Überlegungen der mit der induktiven Methoden arbeitenden Philosophen und der englischen Empiriker von Bacon an hatten nominalistische Obertöne, und es ist möglich, daß hier eine ideologische Kontinuität vorliegt. Tatsächlich war der Nominalismus vielleicht eine erste Stufe des Populationsdenkens (siehe Kapitel 2).

Die Reformation warf das Evolutionsdenken eindeutig wieder zurück, da das Auftreten des Protestantismus die Autorität der Bibel stärkte. In der Tat führte es zu einer völlig buchstabengetreuen Auslegung „des Wortes“, das heißt, zum Fundamentalismus. Liberale Interpretationen, wie die des Heiligen Augustinus, wurden nunmehr kompromißlos abgelehnt.

Sonderbarerweise brachte die sogenannte wissenschaftliche Revolution des 16. und 17. Jahrhunderts, eine weitgehend auf die exakten Wissenschaften beschränkte Bewegung, keinerlei Veränderung dieser Einstellung gegenüber dem Schöpfungsglauben mit sich. Alle führenden Physiker und Mathematiker, Descartes, Huyghens, Boyle und Newton, glaubten an einen persönlichen Gott und waren strenge Anhänger des Schöpfungsglaubens. Die Mechanisierung des Weltbildes (Dijksterhuis, 1961), die beherrschende Umwälzung in der Vorstellungswelt des Zeitalters, konnte auf die Evolution verzichten – ja, sie konnte sie nicht einmal dulden. Eine stabile, in einem einzigen Schöpfungsakt geschaffene und durch allgemeine Gesetze erhaltene Welt war für alle, die vom Essentialismus durchdrungen waren und an ein vollkommenes Universum glaubten, durchaus plausibel.

Die Philosophie war in gleicher Weise reaktionär. Man findet keine Spur echten evolutionären Denkens in den Schriften von Bacon, Descartes oder Spinoza. Descartes betonte, wenn man Gottes Allmacht bedenke, so könne er nur Vollkommenheit geschaffen

haben, und nichts, das von Anfang an perfekt gewesen sei, könne sich entwickeln [4]. Seltsam genug war es die Theologie, in Form der Naturtheologie, die in weit stärkerem Maße als die Philosophie dem Evolutionsdenken den Weg bereitete.

Das Entstehen des Evolutionsdenkens

In gewisser Weise steht die Evolution im Widerspruch zum gesunden Menschenverstand. Die Nachkommen eines jeden Lebewesens entwickeln sich immer wieder zu dem Elterntypus. Eine Katze kann immer nur Katzen gebären. Gewiß hat es, bevor sich das Evolutionsdenken durchsetzte, Theorien der plötzlichen Veränderungen gegeben. Zum Beispiel gab es den Glauben an die Urzeugung oder den Begriff der *Heterogonie*, die Annahme, daß die Samen einer Pflanzenart, etwa des Weizens, gelegentlich Pflanzen einer anderen Art hervorbringen könnten, etwa Roggen [5]. Aber beides waren Entstehungstheorien, und hatten nichts mit Evolution zu tun. Es bedurfte einer echten geistigen Revolution, bevor man Evolution auch nur denken konnte.

Das größte Hindernis für eine Evolutionstheorie war: Evolution läßt sich nicht unmittelbar beobachten wie physikalische Erscheinungen, etwa ein fallender Stein oder kochendes Wasser oder irgendein anderer Vorgang von kurzer Dauer (Sekunden, Minuten oder Stunden), in der die Veränderungen sorgfältig aufgezeichnet werden können. Stattdessen läßt sich auf Evolution lediglich anhand von Indizien folgern. Doch um Schlüsse ziehen zu können, muß man zuerst über ein angemessenes begriffliches Gerüst verfügen. Fossilien, Fakten im Zusammenhang mit Variation oder Vererbung und auch die Existenz einer natürlichen Hierarchie der Lebewesen dienen erst dann als Beweise, wenn das Vorkommen von Evolution postuliert worden ist. Doch die Weltanschauungen, die von den Griechen bis ins 18. Jahrhundert maßgebend waren, waren mit dem Evolutionsdenken unvereinbar oder ihm zumindest alles andere als förderlich. Daher war der Abbau der vor Übernahme des Evolutionsdenkens im Abendland vorherrschenden Weltansicht eine unerläßliche Voraussetzung für das Aufstellen einer Evolutionstheorie. Diese Weltanschauung bestand vor allem aus zwei Thesen: Erstens glaubte man, das Universum sei in allen seinen Einzelheiten von einem klugen Schöpfer entworfen worden. Diese Überzeugung war (ebenso wie die zweite Hauptthese, die Vorstellung einer statischen, unveränderlichen Welt von kurzer Dauer) gegen Ende des Mittelalters so fest im abendländischen Geist verwurzelt, daß es völlig unvorstellbar schien, sie könnten jemals daraus vertrieben werden. Und doch trat gerade dies, Schritt für Schritt, während des 17., 18. und frühen 19. Jahrhunderts ein. Welches waren die Ursachen dieser erstaunlichen geistigen Revolution? War sie das Resultat der wissenschaftlichen Forschung oder eher durch einen alles durchdringenden Wandel im kulturellen und geistigen Milieu bedingt? Offenbar waren beide Faktoren wichtig.

Vom 14. Jahrhundert an scheint im Abendland ein neuer Geist erwacht zu sein. Das Zeitalter der Seereisen, die Wiederentdeckung der Gedankenwelt der Klassik, die Reformation, die neuen Philosophien von Bacon und Descartes, das Entstehen einer weltlichen Literatur und schließlich die sogenannte wissenschaftliche Revolution, d. h. die Begründung der modernen Naturwissenschaft – sie alle hatten eine Schwächung der bis dahin gültigen Überzeugungen zur Folge. Je mehr die wissenschaftliche Revolution in den exakten Wissenschaften die Notwendigkeit einer rationalen Behandlung natürlicher Phänomene betonte, um so weniger akzeptabel wurden übernatürliche Erklärungen.

Die Veränderungen waren jedoch nicht nur auf die Naturwissenschaften beschränkt. Es gährte überall. Im späten 17. und 18. Jahrhundert begann sich eine Geschichtsvorstellung herauszubilden, angeregt zweifellos durch das Wiederaufleben der griechischen Tradition, das Studium der griechischen Klassiker und das neue Interesse an der klassischen griechischen Architektur und Kultur. Die Seereisen machten die Welt des Abendlandes mit der Existenz des primitiven Menschen bekannt, und plötzlich fragte man sich: Auf welche Weise hat sich der zivilisierte Mensch aus dem frühen primitiven Zustand entwickelt? Dies führte dazu, daß zum ersten Mal Fragen gestellt wurden wie die, mit denen sich heute die Gesellschaftswissenschaften befassen. Der Italiener Gianbattista Vico schrieb die grandiose, wegbereitende Arbeit *Scienza Nova* (1725) über die Philosophie der Geschichte (Croce, 1913; Berlin, 1960). Für ihn waren die verschiedenen Zeitalter der Geschichte des Menschen nicht verschiedene Aspekte einer im wesentlichen gleichbleibenden Szenerie, sondern aufeinanderfolgende Phasen eines fortlaufenden Prozesses, eines zwangsläufig evolutiven Prozesses.

Diese allmähliche Befreiung aus der seelischen und geistigen Zwangsjacke der Kirche war von der Entwicklung einer weltlichen Literatur begleitet. Verbotene Gedanken wurden in Romane eingeschleust, und in verschiedenen utopischen Werken, von denen im 16., 17. und 18. Jahrhundert viele veröffentlicht wurden, experimentierten die Verfasser mit neuen Theorien über die Entstehung der Erde, des Menschen oder der menschlichen Gesellschaft.

Zwei dieser Romane sind als Illustrationen der neuen Denkweise von besonderer Wichtigkeit. Der eine ist Bernard de Fontenelles *Entretiens sur la pluralité des mondes* (1686), in dem die kartesianische Wirbeltheorie konsequent und radikal zur Entwicklung einer Theorie über die Entstehung der Welt benutzt wird. Fontenelle postuliert die Existenz von Lebewesen auf anderen Planeten und auf dem Mond und schließt aus der vermuteten Temperatur und den ebenfalls vermuteten atmosphärischen Bedingungen dieser Himmelskörper auf die wahrscheinlichen Charakteristika dieser Wesen. Neben unserem Sonnensystem wird eine unendliche Zahl anderer Sonnensysteme und die Unendlichkeit des Raumes postuliert. Und – obgleich dies nicht ausdrücklich ausgesprochen wurde – wenn der Raum unendlich ist, warum dann nicht auch die Zeit?

Fontenelles *Pluralité des mondes* war ein rein literarisches Werk, allerdings mit starkem metaphysischen Akzent. Anders das zweite Prosawerk, das de Maillet (1748) unter dem Titel *Telliamed* veröffentlichte und das sich auf das solide Fundament der langjährigen geologischen Studien seines Verfassers gründete. Wie im Untertitel erläutert, gibt der Autor dieses Werkes vor, er habe „Unterhaltungen zwischen einem indischen Philosophen und einem französischen Missionar über das Kleinerwerden des Meeres“ aufgezeichnet. Es ist ein außergewöhnlich phantasievolles Werk, in dem dem indischen Philosophen die kühnsten, heterodoxesten Ideen in den Mund gelegt werden. Das Werk ist in drei Unterhaltungen aufgeteilt, von denen sich die beiden ersten fast ausschließlich mit geologischen Fragen befassen; sie sind in vielerlei Hinsicht bemerkenswert fortschrittlich für die Epoche und wurden in der Geschichte der Geologie vielleicht viel zu stark vernachlässigt. In der dritten Unterhaltung, der längsten der drei, wird eine Menge über den Ursprung des Lebens und die Metamorphose von Lebewesen gesagt.

Maillets wichtigste geologische These besagt, die Erde sei ursprünglich völlig von Wasser bedeckt gewesen, aus dem sie nun allmählich emportauche. Dieser Prozeß habe sich über Millionen von Jahren erstreckt. Zu Beginn habe es lediglich Wasserpflanzen und Wassertiere gegeben, von denen sich einige, als sie das Wasser verließen, zu ihren

auf dem Land lebenden Gegenständen entwickelten. Die Erde, wie wir sie heute sehen, sei nicht das Ergebnis eines in kürzester Zeit erfolgten Schöpfungsaktes, sondern sei Schritt für Schritt durch natürliche Prozesse gestaltet worden. Die Luft sei beständig von den „Samen“ von Organismen aller Art erfüllt, die zum Leben erweckt werden, wann immer die Umweltbedingungen dafür günstig sind. Bestehende Arten würden umgebildet, wann immer neu entstehende Bedingungen eine derartige Umgestaltung erforderlich machten. Zum Beispiel könnten aus fliegenden Fischen Vögel werden, und menschliche Geschöpfe hätten zuvor in den Meeren in der Gestalt von Meerjungfrauen und Wassermännern existiert. Ja, alle auf dem Land lebenden Geschöpfe seien nichts anderes als umgestaltete Wasserbewohner. Da es sich immer nur um die Umgestaltung eines zuvor bestehenden Organismus zu einer neuen Form handelte, bestand bei de Maillet nicht die Vorstellung einer echten Evolution. Nichtsdestoweniger ist *Telliamed* ein wichtiges Werk, zeigt es doch, in welch hohem Grade sich die Denker des 18. Jahrhunderts von den Beschränkungen früherer Jahrhunderte befreit hatten.

Telliamed wurde erst 1748 veröffentlicht, obgleich es bereits um etwa 1715 geschrieben worden war, also mehr oder weniger dreißig Jahre nach Fontenelles Werk (1686). In beiden Werken spürt man den Widerhall des tiefen Eindrucks, den die Schriften von Descartes, Newton und Leibniz wie auch wissenschaftliche Entdeckungen wie die Leeuwenhoeks und anderer Naturforscher, auf die Intellektuellen dieser Epoche gemacht hatten. Zweifellos ist der Zeitgeist stark durch die Naturwissenschaften geprägt worden.

Befassen wir uns nun etwas näher mit den wissenschaftlichen Fortschritten, die für diesen tiefgreifenden Wandel im abendländischen Geist verantwortlich waren. Es gab im 16., 17. und 18. Jahrhundert drei mehr oder weniger voneinander unabhängige Strömungen wissenschaftlichen Fortschritts, die, wenn auch auf sehr unterschiedliche Weise, dazu beitrugen, der Evolutionstheorie den Weg zu bereiten: die exakten Wissenschaften, die Geologie und die Naturgeschichte (im weiteren Sinne).

Die Rolle der Kosmologie

Die wissenschaftliche Revolution in den exakten Wissenschaften (von Kopernikus und Galilei bis zu Newton und Laplace) legte besonderes Gewicht auf allgemeine, grundlegende Gesetze, wie das Gesetz der Schwerkraft, die für alle physikalischen Phänomene gelten und nicht nur die Bewegungen von Körpern, einschließlich Sonnen und Planeten erklären, sondern auch funktionale Erscheinungen in lebenden Organismen. Boyle drückte dies folgendermaßen aus:

Diese Philosophie ... lehrt, daß Gott in der Tat der Materie Bewegung verliehen hat. Daß er aber am Anfang die verschiedenen Bewegungen ihrer Bestandteile in der Weise lenkte, daß sie die Welt zustandebringen, die sie seinen Plänen nach bilden sollten, und daß er die Regeln der Bewegung der körperlichen Dinge und jene Ordnung unter ihnen aufstellte, die wir die Naturgesetze nennen. Somit ist das Universum in Urzeiten von Gott gebildet und sind die Gesetze der Bewegung festgelegt worden und wird alles durch diesen beständigen Zusammenfluß, nämlich die allgemeine Vorsehung, aufrechterhalten. Die gleiche Philosophie lehrt, daß die Erscheinungen der Welt auf physikalischem Wege durch die mechanischen Eigenschaften der einzelnen Materieteile erzeugt werden und daß sie entsprechend mechanischen Gesetzen aufeinander einwirken (Boyle, 1738, S. 187).

An die Stelle der weitverbreiteten griechischen Vorstellung des Universums als eines Organismus (mit einer Seele) trat die Auffassung des Universums als Maschine, die durch eine Reihe von Gesetzen in Gang gehalten wird. Diese neue Denkweise, als die Mechanisierung des Weltbildes bezeichnet (Dijksterhuis, 1961), durchdrang nicht nur die Physik und die ihr verwandten Naturwissenschaften, sondern auch die Physiologie und andere Zweige der Biologie und erforderte eine mechanische Interpretation aller Naturerscheinungen. Wenn sich zum Beispiel die Planeten auf ihren Umlaufbahnen so bewegten, wie es die Gesetze der Planetenbewegung vorschrieben, so war kein unaufhörliches Eingreifen des Schöpfers mehr nötig. Zwar war er immer noch die erste Ursache für alles, was besteht, doch waren alle Naturvorgänge nach dem Schöpfungsakt durch „sekundäre Ursachen“, zum Beispiel die allgemeinen physikalischen Gesetze, geregelt. Ziel der Wissenschaft wurde es, alle Naturerscheinungen durch derartige Gesetze zu erklären und bisher unentdeckte Gesetze zu finden.

Von besonderem Erfolg war diese neue Denkweise in der Kosmologie. Das Universum der Bibel und sogar das der griechischen Astronomen wie Ptolemäus war von sehr begrenzter Größe. Die Entdeckung des Teleskops setzte dem ein Ende. Je stärker die Teleskope wurden, desto mehr schien sich die Welt auszudehnen, entdeckte man doch niemals ihre Grenzen. Die Vorstellung von der Unendlichkeit des Universums setzte sich immer mehr durch, und dieser Prozeß hat sich geradewegs bis zur modernen Astronomie fortgesetzt. Je mehr sich der Mensch an den Gedanken der Unendlichkeit des Raumes zu gewöhnen begann, um so häufiger wird sich ihm die Frage aufgedrängt haben, ob es nicht auch eine Unendlichkeit der Zeit gäbe.

Mit der Zeit nahm nicht nur die Vorstellung Gestalt an, daß das Universum in Raum und Zeit unendlich sei, es tauchte schließlich auch der Gedanke auf, es sei nicht einmal beständig, sondern in ununterbrochenem Wandel begriffen. Dennoch durfte nichts, was geschah, zu den Berichten in der Bibel im Widerspruch stehen. In der Tat mußte jede neue Erkenntnis der Wissenschaft mit der mosaischen Überlieferung in Einklang gebracht werden. Der erste, der in England eine revolutionäre geologische Abhandlung veröffentlichte, war der Geistliche Thomas Burnet mit seiner *Sacred Theory of the Earth* (1681), in der er die ganze Geschichte der Erde von der Schöpfung bis zur Gegenwart erklärte. Das große Ereignis war die Sintflut, die seiner Interpretation nach durch ein Aufreißen der äußeren Erdkruste und den Durchbruch unterirdischer Wasser zur Oberfläche verursacht worden war. Alle diese Geschehnisse, einschließlich sogar der letzten großen Feuersbrunst am Jüngsten Tag hatten natürliche Ursachen, die Gott zum Zeitpunkt der Schöpfung in Gang gesetzt hatte. Ein anderer Autor, John Woodward verhielt sich in seinem *Essay towards a Natural History of the Earth* (1695) weit traditioneller: Die Sintflut war durch ein direktes Eingreifen des Herrn ausgelöst worden, seither aber ist die Welt wieder mehr oder weniger stationär. Alle Fossilien sind Produkte der Sintflut und der Beweis dafür, daß sie tatsächlich stattgefunden hat. Sie bestätigten somit wiederum den Bericht der Bibel. Es war eine sehr tröstliche und beruhigende Auslegung. William Whiston, ein dritter Autor, der sich mit der Geschichte der Erde befaßte, versuchte den Bibelbericht im Sinne der Newtonschen Physik zu interpretieren. Die interessanteste These in seiner *New Theory of the Earth* (1696) war die, Nochs Sintflut sei durch die allzu große Annäherung eines Planeten ausgelöst worden.

Wichtig an allen drei Erklärungen war das starke Bestreben, für die Ereignisse in der Erdgeschichte eine „natürliche“ Erklärung zu finden, ohne sich allzu weit vom Bibeltext zu entfernen (Greene, 1959, S. 15, 39). Dies war die erste Bresche, die geschlagen wurde,

und seit jener Zeit grübelten Philosophen und Kosmologen immer ungehinderter und kühner über die Geschichte der Erde, der Sonne und der Sterne nach. Der Gedanke, das Universum als Ganzes habe eine Entwicklung durchgemacht, trat jedoch überraschend spät auf. Er wurde zum ersten Mal logisch und konsequent von dem berühmten deutschen Philosophen Immanuel Kant (1724–1804) in einer frühen Veröffentlichung mit dem Titel *Allgemeine Naturgeschichte und Theorie des Himmels* (1755) entwickelt. Hier stellte Kant systematisch die uns heute vertraute Idee dar, daß die Welt ihren Anfang in einem chaotischen universellen Nebel genommen habe, der sich zu drehen begann und schließlich die Galaxien, Sonnen und Planeten entstehen ließ. Besonders erstaunlich ist an Kants Darstellung die allmähliche Entwicklung des gesamten Prozesses: „Die Unendlichkeit der künftigen Zeitfolge, womit die Ewigkeit unerschöpflich ist, wird alle Räume der Gegenwart Gottes ganz und gar beleben, und in die Regelmäßigkeit, die der Trefflichkeit seines Entwurfes gemäß ist, nach und nach versetzen . . . Die Schöpfung ist niemals vollendet. Sie hat zwar einmal angefangen, aber sie wird niemals aufhören.“ Es werden immer neue Sterne und Galaxien entstehen.

Das war keine statische Welt mehr, sondern eine dynamische, in fortwährender Entwicklung begriffene Welt, die nur entfernt von sekundären Ursachen geregelt wurde – ein wahrhaft ketzerischer Gedanke. Mit dieser revolutionären neuen Idee „legte Kant absichtlich Newtons sorgfältige Unterscheidung zwischen der Schöpfung und der Aufrechterhaltung der gegenwärtigen Ordnung der Natur beiseite: wir brauchen nur eine einzige Schöpfung zu fordern, den fortschreitenden Sieg der Ordnung über das Chaos während einer unendlichen Zeit“ (Toulmin und Goodfield, 1965, S. 133).

Kant ging weit über Buffons Schätzung hinaus, derzufolge die Erde 168 000 Jahre oder sogar eine halbe Million Jahre alt sein könne. Er dachte zweifellos in Größenordnungen des Unendlichen, und trug damit zu einem Wandel im Denken der Epoche bei, der sich später in den Schriften von Hutton und Lamarck widerspiegelte, obgleich vermutlich keiner der beiden unmittelbar Kants Schrift kannte.

Die Rolle der Geologie

Noch tiefgreifender als in der Kosmologie änderte sich die Denkweise in der Geologie [6]. Im 18. Jahrhundert wurden sich die Erforscher der Natur zum ersten Mal in ganzem Maße der ständigen Veränderungen bewußt, die die Oberfläche der Erde durchmacht und in der Vergangenheit durchgemacht hat. Eine neue Wissenschaft begann sich herauszubilden, die Geologie, deren vorrangigste Aufgabe historischer Art war: nämlich die Rekonstruktion der Abfolge von Ereignissen, die im Verlauf der Zeit auf der Erde stattgefunden haben. Das Beweismaterial, aufgrund dessen man zu der Entdeckung gelangte, daß die Erdoberfläche nicht immer so gewesen war, wie sie heute ist, ja, daß die Erde eine Geschichte hat, kam aus mehreren Quellen.

Eine dieser Quellen war die Entdeckung erloschener Vulkane im Zentralmassiv Frankreichs (im Distrikt Puy de Dôme). Diese Entdeckung trug zu der Einsicht bei, daß Basalt, ein häufig vorkommendes Gestein, nichts anderes ist als alte Lava, ein Relikt alter vulkanischer Extrusionen, daß Schichten solcher Lava weitverbreitet sind und daß die unteren Schichten sehr alt sein müssen.

Ungefähr zur gleichen Zeit begriff man zum ersten Mal, daß viele, ja tatsächlich die meisten geologischen Formationen sedimentäre Ablagerungen sind [7]. Als man diese

Sedimentschichten sorgfältig untersuchte, stellte man außerdem fest, daß sie eine ungeheure Dicke haben, oft nicht weniger als 3000 m, gelegentlich sogar mehr als 30000 m. Der Schock, den diese Entdeckung hervorrief, war gewaltig, ließ sie doch keinen anderen Schluß zu als den, daß die Erde außerordentlich alt ist, da es enormer Zeiträume bedurft haben mußte, Sedimentschichten von solcher Dicke abzulagern. Wie man weiter entdeckte, waren weder die vulkanischen, noch die Sedimentgesteine nach ihrer Ablagerung ungestört geblieben. Sie wurden anschließend von Wasser ausgewaschen, das Täler in sie hineinschnitt, manchmal tiefe Täler. Mehr noch, viele Sedimentschichten waren seither noch gefaltet worden, nicht selten höchst gewaltsam; in einigen Fällen waren die Schichten sogar völlig umgestülpt worden. All dies gilt heute so sehr als selbstverständlich, daß es schwerfällt, sich vorzustellen, wie revolutionär diese Ansichten im 17. und 18. Jahrhundert wirken mußten und in wie weiten Kreisen man ihnen zunächst ablehnend gegenüberstand.

Eine Zeitlang gab es heftige Auseinandersetzungen zwischen verschiedenen geologischen Schulen über die Frage, ob nun die Kräfte des Wassers (Neptunismus) oder des Feuers (Vulkanismus) mehr zur gegenwärtigen Gestalt der Erdkruste beigetragen hatten. Mit der Zeit teilte man jeder dieser gestaltenden Kräfte – Vulkanismus, Erosion (plus Ablagerung) und Aufwerfen von Bergen (Faltung) – die ihr gebührende, richtige Bedeutung zu. Währenddessen nahm das Verständnis der Kräfte, die auf die Erdkruste einwirken, weiterhin zu. Höchst wichtige Beiträge (etwa die Theorie der Plattentektonik) wurden noch vor kurzer Zeit, in den sechziger Jahren unseres Jahrhunderts, geleistet. Welches auch immer die verschiedenen geologischen Entdeckungen im einzelnen waren, sie alle hatten eins gemeinsam: sie verstärkten wechselseitig die Erkenntnis, daß die Erde ungeheuer alt sein mußte (Albritton, 1980). Damit war ein Zusammenstoß mit allen Verfechtern einer wortgetreuen Auslegung der Bibel unvermeidlich.

Die Kirche, die mehr oder weniger offiziell das Jahr 4000 v. Chr. als Schöpfungsdatum akzeptiert hatte, betrachtete jedes substantielle Abweichen von diesem Datum als Ketzerei. Dennoch brachte Buffon in seinem Werk *Les époques de la nature* (1779) den Mut auf, das Alter der Erde mit mindestens 168000 Jahren zu berechnen (Roger, 1962). (Das Alter, das er der Erde nach unveröffentlichten privaten Schätzwerten zubilligte, betrug eine halbe Million Jahre, also erheblich mehr.) Buffon machte sich viele Gedanken über diese Probleme und scheint der Erste gewesen zu sein, der eine rationale und in sich folgerichtige Vorstellung von der Geschichte der Erde hatte. Buffon unterschied in *Les époques de la nature* (1779; es war die stark erweiterte Version eines etwa 25 Jahre zuvor erschienenen Essays) sieben „Epochen“: Die erste, in der die Erde und die Planeten gebildet wurden; die zweite, in der die großen Gebirgszüge entstanden; die dritte, als das Festland von Wasser bedeckt war; die vierte, in der das Wasser zurückwich und die Vulkantätigkeit einsetzte; die fünfte (eine sehr interessante Epoche), als Elefanten und tropische Tiere im Norden lebten (Man hatte im Norden die Fossilien dieser tropischen Tiere gefunden, und Buffon konnte sich nicht vorstellen, daß sie jemals in einer anderen als tropischen Klimazone gelebt haben konnten); die sechste, in der die Kontinente voneinander getrennt wurden (Buffon postulierte dies, da er deutlich die Ähnlichkeit der nordamerikanischen Fauna mit der Europas und Asiens erkannte. Da diese Kontinente heute jedoch durch Wasser voneinander getrennt sind, kam er zu dem Schluß, sie müßten früher miteinander in Verbindung gestanden haben); und schließlich, die siebente Epoche, in der der Mensch auftrat. Dies war die letzte Epoche, eine in der Tat so kurze Zeit zurückliegende Periode, daß der Mensch nicht im Fossilienmaterial erscheint. Bio-

logische Fakten spielten bei Buffons Rekonstruktion der Geschichte der Erde eine große Rolle. Wir müssen uns nun den biologischen Entdeckungen zuwenden, die den Weg für das Evolutionsdenken bereiteten.

Die Rolle der Naturgeschichte

Wer seine Aufmerksamkeit hauptsächlich oder ausschließlich den Entdeckungen in den exakten Wissenschaften zuwendet, neigt dazu, die veränderte Geisteshaltung des 17. und 18. Jahrhunderts ausschließlich der Mechanisierung des Weltbildes zuzuschreiben. Dabei wird die wichtige Rolle der Entwicklungen in den verschiedenen Bereichen der Naturgeschichte übersehen. Diese förderten eine Fülle neuer Fakten zutage, die sich schließlich als unvereinbar mit der These eines einzigen Schöpfungsaktes erwiesen. Daher ist alles, was zum Aufblühen der Naturgeschichte beitrug, Teil der Geschichte der Evolutionsbiologie.

Am wichtigsten ist vermutlich einfach die Tatsache, daß man nach Ende des Mittelalters die Natur neu entdeckte. Es gab immer mehr Autoren, die ihrem Entzücken über Blumen und Vögel Ausdruck verliehen. Etwa ab 1520 begann eine Reihe glänzend illustrierter Werke über die in Süddeutschland und anderen Teilen Europas heimischen Pflanzen zu erscheinen (siehe Kapitel 4). Damit wurde der Wunsch wach, ins Freie hinauszugehen, nach diesen Pflanzen zu suchen und sogar neue, vorher noch nicht beschriebene oder gezeichnete Exemplare zu entdecken. Ein ähnliches Interesse entwickelte sich für Vögel, Fische und andere Geschöpfe der Natur. Dabei entdeckte man, daß die meisten westeuropäischen Arten weder in der Bibel noch in den Schriften von Theophrast, Aristoteles oder Plinius erwähnt worden waren. Man begann sich zu fragen: Was wissen wir eigentlich wirklich über die Welt, in der wir leben?

Die Bibel kannte lediglich die Fauna und Flora des Nahen Ostens, und die Rettung dieser begrenzten Fauna in der Arche Noahs war vorstellbar. Doch im 14. und 15. Jahrhundert begannen die großen Seereisen, die dann im 16., 17. und 18. Jahrhundert zu immer erstaunlicheren Entdeckungen führen sollten, und die Glaubwürdigkeit der biblischen Darstellung wurde durch die Beschreibung völlig neuer Faunen in Afrika, Ostindien, in beiden Teilen Amerikas und in Australien auf fatale Weise untergraben. Wie konnten alle diese reichen Faunen in der Arche Platz gefunden haben? Wenn sich alle Tiere vom Berge Ararat (in Armenien), aus dem angeblichen Landeplatz der Arche, über die Erde verbreitet hatten, warum war die Fauna der ganzen Welt dann nicht einheitlich? Wie wurden die isolierten Kontinente Amerika und Australien kolonisiert [8]? Die Fakten der Biogeographie stellten die Anhänger des Schöpfungsglaubens vor einige unlösbare Dilemmata, und wurden schließlich für Darwin die überzeugendsten Belege für eine Evolution (siehe Kapitel 10).

Neue Zweifel an der Glaubwürdigkeit der biblischen Darstellung wurden durch das ständig anwachsende Wissen über Fossilien geweckt. Gewiß hatte man bereits im Altertum Fossilien gekannt. Xenophanes von Kolophon (etwa um 500 v. Chr.) fand in Syrakus auf Sizilien in Gesteinsschichten aus dem Tertiär versteinerte Fische und auf der Insel Malta Fossilien von im Meer lebenden Mollusken. Bemerkenswert ist: er deutete sie nicht als Zeugen von Katastrophen in der Vergangenheit; er sah in ihnen vielmehr das Resultat der allmählichen Verschiebung der Meeresspiegel, etwa wie Anaximander. Aristoteles vertrat in seinem Werk *Meteorologie* ähnliche Ansichten. Als heftiger Gegner al-

ler Katastrophentheorien erklärte er die Fossilien ebenfalls als das Produkt langsamer Veränderungen in der Höhe des Meeresspiegels. Trotzdem blieben zwei falsche Deutungen der Fossilien, die zum Teil auf Aristoteles zurückgingen, bis zum 18. Jahrhundert lebendig.

Erstens war man weithin der Ansicht, Fossilien „wüchsen aus dem Felsen heraus“, wie Kristalle etwa oder Metallerze, und seien nichts anderes als ein Zufall der Natur, ein „*lusus naturae*“. Entweder schrieb man der Natur eine *vis plastica* zu, mit der sie fähig war, alle Arten von Gestalten in Fels zu formen. Oder aber man erklärte die Fossilien damit, daß überall in der Natur „Keime“ vorhanden seien, die sich entweder in Urzeugungen oder als Fossilien in Felsen manifestierten. Derartige Ansichten wurden von zahlreichen hervorragenden Autoren, wie Albertus Magnus, Mattioli, Falloppio, Agricola, Kircher, Gesner, Camerarius und Tournefort, vertreten, ganz zu schweigen von unzähligen weniger gewichtigen Verfassern.

Als sich schließlich die Idee allgemein durchsetzte, daß Fossilien Relikte von Lebewesen aus früheren Zeiten seien, blieb die vorherrschende Praxis dennoch eine wortgetreue Interpretation der Bibel; die Fossilien wurden als Reste der von Noahs Sintflut ausgelöschten Geschöpfe interpretiert, insbesondere durch Steno, Woodward und Scheuchzer. Zwar brachten Leonardo da Vinci, Fracastoro und andere Pioniere zahlreiche Beweise dafür vor, daß nicht alle Fossilien aus derselben Zeit stammten; doch das Dogma von der jungen Erde war lange Zeit hindurch zu mächtig, als daß sich die Theorie einer Aufeinanderfolge distinkter Faunen hätte durchsetzen können.

Zwei Entwicklungen erschütterten schließlich die etwas einfältige Erklärung der Fossilien als Überbleibsel der Sintflut. Die eine war die Entdeckung unbekannter und somit vermutlich ausgestorbener Tiere und Pflanzen unter den Fossilien; die andere das Entstehen der Stratigraphie. Die Entdeckung ausgestorbener Tiere stand nicht so sehr in Widerspruch zu der Bibel selbst als vielmehr zu der etwas sonderbaren Vorstellung, die man im 17. und 18. Jahrhundert von Gott hatte. In Übereinstimmung mit dem Prinzip der unbegrenzten Vielfalt, das von den meisten führenden Denkern der Epoche, insbesondere jedoch von Leibniz verfochten wurde, hatte Gott in der Unbegrenztheit seines Geistes mit Sicherheit jedes nur mögliche Geschöpf geschaffen. Gott in seiner Güte aber konnte unmöglich gestatten, daß eines seiner Geschöpfe ausstarb. Die fossilen Überreste anscheinend ausgestorbener Lebewesen bildeten daher ein echtes Dilemma, für das mehrere Lösungen vorgeschlagen wurden (siehe Kapitel 8 unter Lamarck).

Die zweite Schwierigkeit ergab sich aus der Entdeckung, daß die Fundstätten der Fossilien stratifiziert sind und jede dieser Schichten ihre eigene deutlich verschiedene Fauna und Flora hat. Wenn man bedenkt, daß Fossilien seit mehr als zweitausend Jahren bekannt waren, so verging bemerkenswert viel Zeit, bis man in vollem Maße zu würdigen wußte, was dies bedeutete. Bereits Xenophanes hatte darauf hingewiesen, man könne in verschiedenen Steinbrüchen möglicherweise verschiedene Fossilien finden, das heißt, in verschiedenen Gesteinen könnten unterschiedliche Fossilien enthalten sein. Andere Autoren machten ähnliche Bemerkungen. Doch solange man Versteinerungen als Artefakte der Natur oder Überbleibsel der Sintflut ansah, wurden diese Beweise nicht zur Kenntnis genommen. Der rasche Fortschritt der geologischen Forschung im 18. Jahrhundert machte schließlich ein weiteres derartiges Ignorieren unmöglich. Zum Teil unabhängig voneinander, zum Teil sich gegenseitig anregend, gelangten zahlreiche Autoren zu der Erkenntnis, daß die Gesteine in einer bestimmten Reihenfolge auftreten, daß die Mehrheit von ihnen stratifiziert sind und daß bestimmte Schichten weitverbrei-

tet vorkommen. Anfangs bestimmte man die Schichten in erster Linie anhand petrographischer Merkmale (geschichtete Gesteine, Schiefer, Kalkstein, Kreide usw.), doch bald entdeckten ein paar findige Pioniere, daß bestimmte Fossilien mit bestimmten Schichten assoziiert waren. In mehreren Werken über die Geschichte der Geologie hat man inzwischen der Arbeit von Autoren wie Steno, Lister, Woodward, Hooke, Holloway, Strachey, Arduino, Lehmann, Füchsel, Werner, Michell, Bergmann, Soulavie, Walch und anderen die ihr gebührende Anerkennung zukommen zu lassen versucht [9]. Leider gibt es keine gute vergleichende Geschichte dieser frühen Phase der Stratigraphie. Die von den genannten Autoren veröffentlichten Beobachtungen sind vereinzelt und unsystematisch. Daß aus der verstreuten Information über Fossilien und Fossilienvorkommen eine Wissenschaft der Stratigraphie wurde, ist, darin besteht heute Übereinstimmung, zwei Männern zu verdanken: dem englischen Geometer William Smith und dem französischen Zoologen Georges Cuvier.

Smith, von Beruf Geometer und Ingenieur, arbeitete am Bau von Kanälen mit und suchte in Bergwerken den Verlauf kohle- und erzhaltiger Flöze zu verfolgen. Dabei entdeckte er, daß man geologische Schichten anhand der in ihnen vorkommenden Versteinerungen bestimmen kann. Manchmal ließen sich solche Schichten Hunderte von Kilometern weit verfolgen, sogar dann, wenn die Lithologie sich änderte. Smith entwickelte diese Prinzipien in den Jahren 1791 bis 1799, doch veröffentlichte er seine berühmte Karte der Gesteinsschichten von England und Wales erst 1815 (Eyles, 1969). In der Zwischenzeit hatten französische Naturforscher in den Kalksteinbrüchen des Pariser Beckens eifrig nach Versteinerungen gesucht, und Cuvier und seine Mitarbeiter hatten die genaue Stratigraphie dieser Fossilien (in erster Linie Säugetierfossilien) ausgearbeitet und jede der Faunen mit bewundernswerter Ausführlichkeit beschrieben [10]. In Deutschland war Schlotheim (1804; 1813) zu ähnlichen Ergebnissen gelangt.

Die Resultate dieser Arbeiten sowohl in Frankreich als auch in England ließen keinen Zweifel daran – so sehr diese Schlußfolgerung vielen Geologen auch zuwider sein mochte –, daß man es mit einer Zeitenabfolge zu tun hatte und daß die untersten Schichten die ältesten waren. Schließlich entdeckte man darüber hinaus, daß es häufig möglich war, eine Entsprechung der Schichten nicht nur in England und Kontinentaleuropa, sondern auch in großen Teilen der Welt herzustellen, wenn auch unter Vorbehalt regionaler Unterschiede der gleichen Art, wie man sie selbst heute zwischen den Faunen etwa Europas und Australiens oder zwischen den marinen Faunen des Atlantik und des Pazifik findet. Dennoch sind die Unterschiede zwischen den heute in den verschiedenen Teilen der Welt lebenden Faunen nicht annähernd so groß wie die zwischen den Faunen verschiedener geologischer Zeitalter, zum Beispiel zwischen rezenten Organismen und denen des mittleren Tertiär, ganz zu schweigen von denen des Mesozoikum oder Paläozoikum.

Weder Cuvier noch die großen englischen Geologen (einschließlich Lyells) der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts zogen aus diesen Befunden den Schluß, der für uns heute so unausweichlich scheint, daß es nämlich einen kontinuierlichen evolutiven Wandel dieser Faunen gegeben hat. Stattdessen vertraten sie weitere fünfzig Jahre lang entweder die Ansicht, jede fossile Fauna sei von einer Katastrophe vernichtet und durch eine speziell geschaffene völlig neue Fauna ersetzt worden, oder aber waren der Meinung, das Aussterben sei eher Schritt für Schritt erfolgt, die Ersatzfauna jedoch nichtsdestoweniger durch einzelne spezielle Schöpfungsakte entstanden (siehe Kapitel 8). Das erklärende Prinzip war und blieb Entstehung, und nicht Evolution.

Weitere Entwicklungen in der Biologie

Die Fundamente früherer Überzeugungen wurden durch eine Entdeckung in der Naturgeschichte nach der anderen erschüttert. Mit der Erfindung des Mikroskops wurde eine zuvor unbekannte Welt von Organismen durch van Leeuwenhoek entdeckt [11]. Sie vergrößerte die Vielfalt der Welt des Lebendigen um eine neue Dimension und schien die langgesuchte Brücke zwischen den sichtbaren Organismen und der unbelebten Natur zu schlagen und – am wichtigsten –, sie schien die These von der *Urzeugung* in überzeugender Weise zu unterstützen (Farley, 1977). Redi und Spallanzani hatten nachgewiesen, daß sich keine Maden in Fleisch entwickeln, wenn Fliegen keine Eier dorthin legen können. Dennoch breitete sich immer mehr die Überzeugung aus, daß mikroskopische Organismen, vor allem Infusorien, aus unbelebter Materie entstehen können. Bald kannte jeder das Rezept für die Erzeugung derartiger Organismen: Man lege etwas trockenes Heu in Wasser, und nach ein paar Tagen ist dieses Wasser voll von mikroskopischen Organismen. Diese Demonstration von „Urzeugung“ stand ganz und gar im Gegensatz zum Dogma eines einzigen Schöpfungsaktes am Anbeginn der Welt. Die Urzeugung nahm später eine Schlüsselstellung in Lamarcks Evolutionstheorie ein.

Schließlich beeinflusste eine weitere Entwicklung in der Biologie das Evolutionsdenken in entscheidender Weise: das Aufkommen der Systematik. Seit Cesalpino und Gesner hatte die Bestandsaufnahme von Tieren und Pflanzen beständig Fortschritte gemacht (siehe Kapitel 4). Lange Zeit hatte es so ausgesehen, als ob sich diese Organismen, vom einfachsten bis zum vollkommensten, in einer einzigen *scala naturae* anordnen ließen, und eine solche Stufenleiter der Vervollkommnung schien mit dem Schöpferbegriff des 18. Jahrhunderts gut in Einklang zu stehen. Je mehr jedoch die Kenntnis über Pflanzen und Tiere zunahm, um so schwieriger wurde es, sie in einer einzigen Rangfolge anzuordnen. Vielmehr zerfielen sie auf natürliche Weise in wohldefinierte und häufig relativ getrennte Gruppen (wie Säugetiere, Vögel und Reptilien) und deren Unterteilungen, und diese ließen sich sehr viel bequemer in einer Hierarchie von Kategorien anordnen. Cuvier stufte alle Tiere in nicht mehr und nicht weniger als vier Gruppen, „embranchements“, ein: Vertebrata, Mollusca, Articulata und Radiata. Er betonte, daß diese vier Stämme untereinander nicht verwandt seien, doch ließ er innerhalb jeder dieser vier Gruppen ein ziemlich kompliziertes Verwandtschaftssystem zu. In der Ablehnung jeder Verbindung zwischen unbelebter Materie und Lebewesen wie auch zwischen Pflanzen und Tieren war Cuvier mit Lamarck einer Meinung, aber er ging viel weiter und bestritt die Existenz einer einzigen Entwicklungslinie der Tiere. Seine entschiedene Absage an die *scala naturae* hatte zur Folge, daß gänzlich neue Fragen gestellt wurden, und machte den Weg frei für Klassifikationen im Sinne der Evolutionstheorie (siehe Kapitel 4), obgleich Cuvier selbst diesen Schritt nicht tat.

Die französische Aufklärung

Die allmähliche Emanzipation von den traditionellen Rollen in Religion, Philosophie und Politik wurde während der Aufklärung zu einer wahrhaft revolutionären Bewegung [12]. Zwar hatte diese Bewegung gegen Ende des 17. und Anfang des 18. Jahrhunderts in Großbritannien begonnen, doch übernahm Frankreich bei der Entwicklung neuer Vorstellungen über die Welt des Lebens die Führung. Daher ist es kein Zufall, daß schließlich ein Franzose als erster eine echte Evolutionstheorie aufstellte.

Das 18. Jahrhundert war eine Zeit besonders starker und ungelöster geistiger Spannungen. In der Philosophie war es durch den Versuch gekennzeichnet, die gegensätzlichen Denkweisen von Descartes, Newton und Leibniz miteinander in Einklang zu bringen. Der Offenbarungsglaube wurde, je mehr Widersprüche man in der Bibel fand und je weniger Raum die Mechanisierung des Weltbildes für übernatürliche Erscheinungen ließ, zunehmend unmoderner. Der *Theismus*, der Glaube an einen persönlichen, offenbaren Gott, der immerfort in natürliche Vorgänge eingreift und Wunder vollbringt, wurde für die Mehrheit der Philosophen und Wissenschaftler unannehmbar. Sogar der *Deismus*, der Glaube an einen Gott, der am Anfang die Welt geschaffen hat und mit ihr die Gesetze („sekundäre Ursachen“), die seither die Welt regieren, geriet in schreckliche Schwierigkeiten. Konnte sein „Plan“ so detailliert gewesen sein, daß er jede einzelne Struktur und Funktion der unzähligen Tier- und Pflanzenarten und ihrer ebenso zahllosen gegenseitigen Wechselwirkungen enthalten haben konnte? Und wie ließ sich ein solcher Urplan mit den Veränderungen in Einklang bringen, die überall auf der Erde so sehr ins Auge fielen? Oder genauer (wie wir gleich sehen werden), wie konnten Plan oder allgemeine Gesetze solche biologischen Erscheinungen wie Aussterben oder verkümmerte Organe erklären? Während des gesamten 18. Jahrhunderts und in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts versuchte ein Naturforscher oder Philosoph nach dem anderen, einen Kompromiß zwischen kreationistischen und deistischen Interpretationen der Welt des Lebendigen zu finden. Wieder andere Autoren verneinten nicht nur die Existenz eines Bauplans der Welt, sondern sogar die Existenz eines Schöpfers und wurden somit offen zu Atheisten. Für sie war die Welt lediglich eine große Maschine. Doch wie konnte man damit die Eigenschaften des Menschen und die harmonischen Anpassungen aller Organismen an die Umgebung, in der sie leben, erklären? Ob man nun Theist, Deist oder Atheist war, man sah sich anscheinend unbeantwortbaren Fragen gegenüber. Der geistige Aufruhr, der sich aus dem Zusammenstoß dieser Ideologien ergab, wie auch das fortwährende Anwachsen unseres Wissens von der lebendigen Welt, erreichten ihren Höhepunkt im Denken von Charles Darwin.

Die hundert Jahre von 1740 bis 1840 sind für die Geschichte der Evolution von entscheidender Bedeutung, denn dies war die Zeitspanne, in der die Idee der Evolution im Geist der fortgeschrittensten Denker zum Durchbruch gelangte. Es war eine Zeit des Wandels, nicht nur in der Geologie und Naturgeschichte, sondern auch im politischen und gesellschaftlichen Denken. Der Auflösung des Glaubens an eine im Fließgleichgewicht befindliche Welt in den Naturwissenschaften entsprach in den politischen Wissenschaften, ja, auch in der praktischen Welt von Regierung und Gesellschaft, das Zweifeln an der Gottgegebenheit von Dynastien und feudalen Hierarchien mit ihrer Betonung des Status quo. Dieser Status quo wurde durch den Begriff des „Fortschritts“ in Frage gestellt, dem wohl dominierenden Thema in den Schriften der Philosophen der Aufklärung. Daß ein Zusammenhang bestand zwischen den beiden Motiven – der Evolution in der Welt der Natur und dem Fortschritt in der sozialen Welt – liegt auf der Hand. Weit weniger offenkundig ist, woher die Ideen in beiden Bereichen kamen und in welchem Verhältnis Natur- und Gesellschaftswissenschaften zu dieser geistigen Strömung beigetragen haben.

Eine Antwort auf diese Frage ist wichtig in Verbindung mit der Kontroverse zwischen Externalismus und Internalismus in der Naturwissenschaft. Entstand der Begriff des Fortschritts im politischen Bereich und tauchte dann, wie die Externalisten behaupten würden, in den Naturwissenschaften als Begriff der Evolution wieder auf? Eine Analyse des Begriffs Evolution ist für die Beantwortung dieser Frage unerlässlich.

Die Ideen Fortschritt und Evolution

Fortschritt bedeutet immer Wachstum und Entwicklung, selbst wenn es nur um immanente Möglichkeiten geht. Soweit es den Menschen betrifft, sagte Fontenelle (1688) voraus: „Wachstum und Entwicklung der menschlichen Weisheit werden kein Ende nehmen.“ In gewisser Weise war dies eine neue, andererseits jedoch auch wieder eine sehr alte Idee, da alle Komponenten des Begriffs Fortschritt – wie etwa Wachstum und Entwicklung (von Aristoteles), Kontinuität, Notwendigkeit, sich entfaltende Absicht, Endziel und so weiter – nicht nur in der klassischen Philosophie weitverbreitet sind, sondern auch in der Weltsicht des Heiligen Augustinus auftreten. Kurze Zeit vor Fontenelle hatte Pascal (1647) in gleicher Weise die Entwicklung der Menschheit mit dem Wachstum des Individuums verglichen.

Von ebenso großer Bedeutung war die Idee der Entwicklung in der Gedankenwelt von Leibniz mit ihrem Gewicht auf Kontinuität und unendlicher Vielfalt. In vielerlei Hinsicht stand dies im Gegensatz zu den Lehren von Descartes, der Uniformität und mathematische Konstanz betonte. Niemand hob derart nachdrücklich die Bedeutung der Potentialität hervor wie Leibniz: Obgleich viele Substanzen bereits eine große Perfektion erreicht haben, sind doch aufgrund der infiniten Teilbarkeit des Kontinuierlichen in der unendlichen Tiefe der Dinge noch schlummernde Teile vorhanden, die noch erweckt werden müssen, an Größe und Wert wachsen müssen und, mit einem Wort, zu einem vollkommeneren Zustand voranschreiten müssen ... es besteht ein fortwährender und höchst freier Fortschritt des gesamten Universums in Erfüllung der universellen Schönheit und Vollkommenheit der Werke Gottes, so daß es immer zu größerer Entwicklung fortschreitet (Nisbet, 1969, S. 115)[13].

Das 18. Jahrhundert in seinem Optimismus betonte unablässig den Fortschritt in der fortwährenden Vervollkommnung des Menschen. Herder, Kant und andere führende Denker des Zeitalters brachten diesen Glauben zum Ausdruck und beteiligten sich an dem, was man als die Suche nach einem Gesetz des Fortschritts bezeichnen könnte (Nisbet, 1969, S. 104–136). Ein solcher Fortschritt war nicht für die Natur, sondern auch für alle menschlichen Institutionen bezeichnend, und natürlich war gerade diese Betonung bei der Gestaltung der amerikanischen Verfassung und der französischen Revolution von großer Bedeutung.

Ihren Höhepunkt erreichte diese Denkströmung in Condorcets *Esquisse d'un tableau historique des progrès de l'esprit humain* (1795), wo es heißt, „daß die Natur der Vervollkommnung der menschlichen Fähigkeiten keine Grenzen gesetzt hat; daß ... die Fortschritte dieser Fähigkeit zur Vervollkommnung, die inskünftig von keiner Macht, die sie aufhalten wollte, mehr abhängig ist, ihre Grenze allein im zeitlichen Bestand des Planeten haben, auf den die Natur uns hat angewiesen sein lassen“ (Zit. nach der deutschen Ausgabe *Entwurf einer historischen Darstellung der Fortschritte des menschlichen Geistes*, S. 29).

Wenn von der Vorstellung des ununterbrochenen und unbegrenzten Fortschritts zwangsläufig ein Weg zu einer Evolutionstheorie führen mußte, so hätten die großen Naturforscher des 18. Jahrhunderts diesen Weg ohne Verzögerung gehen sollen. Doch so war es nicht. Weder Buffon noch Needham, Robinet, Diderot, Bonnet oder Haller setzten den philosophisch-politischen Begriff des Fortschritts in eine wissenschaftliche Theorie der Evolution um. Ja, erst als mit Napoleons Usurpation der Macht in Frankreich die Reaktion auf die Aufklärung einsetzte, begann Lamarck seine Theorie der Evolution zu entwickeln.

Es gibt viele Gründe dafür, die These, die politische Theorie des Fortschritts müsse unvermeidlich in eine biologische Theorie der Evolution umgesetzt werden, in Frage zu stellen. Zum Beispiel war die Fortschrittsidee in den Augen der Naturforscher völlig unvereinbar mit den zahllosen Fakten, die auf eine regressive Evolution hinweisen (einschließlich Parasitismus und verkümmerte Organe). Der vielleicht am stärksten hindernde Faktor war die Macht des Essentialismus. War nicht aller Fortschritt lediglich ein Entfalten bereits existierender Potentialitäten ohne jegliche Veränderung in der zugrundeliegenden Essenz, das heißt, ohne irgendeine tatsächliche Evolution? Fontenelle zum Beispiel lehnte jeden Gedanken an eine Veränderung ab, die mehr als Wachstum sei, denn, so sagte er, haben nicht Descartes und andere gezeigt, daß die Natur in ihren Werken einheitlich ist; daß sie ihre Vorschriften nicht von Generation zu Generation ändert? Das einzige, was er akzeptieren konnte, war das Sich-Entfalten eines bereits bestehenden Potentials. Es ist ein erheblicher Unterschied zwischen Wachstum und Geschichte: Wachstum ist lediglich das Entfalten eines immanenten Potentials, Geschichte dagegen ist echter Wandel.

Leibniz jedoch geht über ein derartiges essentialistisches Sich-Entfalten hinaus. Für ihn war die Potentialität der Natur unbegrenzt, „und somit wird niemals ein Ende des Fortschritts erreicht werden“. Dieser Optimismus war eine logische Konsequenz der Prinzipien der unendlichen Vielfalt, der Immanenz und Kontinuität, was Voltaire nicht daran hinderte, sich darüber lustig zu machen. Trotz dieser Kritik wurden Leibnizens Ideen jedoch von der Mehrzahl der Gesellschaftsphilosophen des 19. Jahrhunderts wie Marx, Comte und Spencer übernommen, deren Ansicht nach Fortschritt „nicht ein Zufall, sondern eine wohlthuende Notwendigkeit“ war.

Das Denkgebäude von Leibniz enthielt zwei Elemente, die die zukünftige Geschichte der Evolutionsbiologie beeinflussen sollten. Die Vorstellung von Kontinuität und allmählichem Fortschreiten („Alles in der Natur geht schrittweise vor sich, nichts springt, und diese die Veränderungen steuernde Regel ist Teil meines Gesetzes der Kontinuität“; 1712, S. 376) mit ihrer ausdrücklichen Ablehnung des Platonismus war ein wichtiger positiver Beitrag und eine unerläßliche Voraussetzung für das moderne Evolutionsdenken. Sie war einer der Grundpfeiler für Darwins Erklärung der Evolution. Die andere Idee, die eines inneren Fortschritts-, wenn nicht Vollkommenheitstriebes, war nichts als ein Handikap. Sie zwang Denker, die wie Spencer über einen Fortschrittsglauben zur Evolution gelangten, in völlig irrige Theorien über den Evolutionsmechanismus hinein (siehe Kapitel 11). Wer, wie die Schule der schottischen Philosophen, die Vorstellung eines unvermeidlichen Fortschritts ablehnte, stand in der Tat Darwins Denken näher als die französischen Apostel des Fortschritts. Heutzutage ist man weithin der Ansicht, der Glaube an einen unvermeidlichen und kontinuierlichen Fortschritt sei für jede Ideologie katastrophal (Monod, 1970).

Die Fortschrittsidee hängt eng mit der Vorstellung der *scala naturae* oder der großen Stufenfolge des Lebendigen zusammen und entstand zum Teil aus ihr (Lovejoy, 1936). Dieser Begriff reicht bis zu Platon zurück, nahm aber unter den Scholastikern des Mittelalters und dann erneut im 17. und 18. Jahrhundert neue Gestalt an. Er stützt sich auf die Überzeugung, daß eine lineare Kontinuität (aber auch Rangordnung) besteht, die von der Welt der unbelebten Objekte über Pflanzen und niedere Tiere zu höheren Tieren und zum Menschen (und idealerweise über die Engel bis zu Gott) führt. Gewöhnlich mit dem Begriff der *scala naturae* verbunden war darüber hinaus die Idee der Vollkommenheit, die postulierte, alles, was existieren könne, sei auch tatsächlich existent. Es konnte

also keine leeren Räume geben, und die Zwischenräume zwischen benachbarten Stufen der Stufenreihe waren so unendlich klein, daß diese praktisch ununterbrochen war. Bei Leibniz, der diese Kontinuität besonders hervorhob, tritt der Einfluß seiner mathematischen Interessen sehr deutlich zutage. Ja, er drückt seine Gedanken über diesen Gegenstand häufig in mathematischer Form aus. Vor Leibniz war die große Stufenleiter des Lebendigen ein rein statischer Begriff, war sie doch bei ihrer Schaffung vollkommen, und da somit eine Bewegung in Richtung auf eine größere Vollkommenheit unmöglich war, konnte jede Veränderung nur eine Verschlechterung, ein Absinken, bedeuten.

Die zunehmende Vervollkommenung, wie sie die *scala naturae* postulierte, konnte auf verschiedene Weise zum Ausdruck kommen, durch den Besitz von „mehr Seele“ (im Sinne von Aristoteles), mehr Bewußtsein, mehr Vernunft, durch ein Gott-ähnlicher-Werden oder was nicht sonst noch alles. Im Grunde war es weitgehend ein postuliertes Ideal, denn die Beobachtung bestätigte keineswegs die Existenz einer solchen perfekten, kontinuierlichen, streng linearen Rangfolge. Im Gegenteil, überall stieß man auf auffällige Lücken, etwa zwischen Säugetieren und Vögeln, Fischen und Wirbellosen, Farnen und Moosen. Daher das Entzücken, als die Korallen und andere Organismen (beispielsweise Zoophyten) entdeckt wurden, die auf höchst glückliche Weise die Verbindung zwischen Pflanzen und Tieren herzustellen schienen. Man stellte kühn die Behauptung auf, die anderen Lücken würden durch zukünftige Entdeckungen auch noch gefüllt werden. Keiner der zahlreichen Anhänger von Leibniz war so konsequent wie Charles Bonnet (1720–1793), der eine ausgeklügelte „échelle des êtres naturels“ aufstellte, in der Flughörnchen, Fledermaus und Strauß die Kontinuität zwischen Säugetieren und Vögeln herstellen [14]. Für ihn war das Kriterium, das den Platz in der Rangfolge bestimmte, die „Organisation“. Wo seine Aussagen auf Evolution hinzuweisen scheinen, handelt es sich zweifellos lediglich um ein Entfalten eines bereits existierenden Potentials.

Die Existenz von Fossilien und anderem Material, das anscheinend als Beweis für das Aussterben herangezogen werden konnte, stand offenkundig im Gegensatz zu dem Prinzip der Kraft zum Aufsteigen und verlangte nach Erklärung. In seinem Werk *Protogaea* (1693) gesteht Leibniz zu, viele Sorten von Organismen, die in früheren geologischen Zeitaltern existierten, seien inzwischen von der Erdoberfläche verschwunden, und viele von denen, die heute leben, zu jener Zeit offensichtlich noch nicht vorhanden gewesen. Seine These ist: im Verlauf der umfassenden Veränderungen, die im Zustand der Erdkruste stattgefunden haben „sind sogar die Tierarten viele Male umgestaltet worden“. Doch die Zahl der Monaden blieb unverändert; bei all den Umgestaltungen ging es nicht um Abstammung, wie wir sie heute verstehen, sondern lediglich um das Sich-Manifestieren von seit Anbeginn existenten Potentialitäten. Das äußere Erscheinungsbild der Stufenreihe des Lebendigen wandelte sich also mit der Zeit, ohne daß die zugrundeliegenden Wesenheiten sich nur im geringsten änderten. Diese neue Version des Stufenreichs des Lebendigen wurde von Lovejoy als das „temporalizing“, d. h. als die „Verzeitlichung“, dieser Rangfolge bezeichnet. Trotz gegenteiliger Behauptungen handelte es sich nicht um den Vorschlag einer Theorie der Evolution.

Da das Prinzip der Lückenlosigkeit kein Aussterben gestatten konnte, mußten ausgestorbene Tiere als frühere Stadien noch bestehender Organismen interpretiert werden. Dies beispielsweise war eindeutig die Auslegung von Bonnet (*Palingenèse*); Robinets Vorstellung war phantasievoller: neue Typen entstanden durch eine Kombination früherer Prototypen. Doch nichts Neues wurde geschaffen, bestand doch für alles ein prä-existentes Potential. Für Robinet lautet „das erste Axiom der Naturphilosophie“, daß

„die Stufenfolge des Lebendigen ein unendlich abgestuftes Ganzes ohne wirkliche Trennungslinien darstellt; daß es nur Individuen gibt, und keine Reiche oder Klassen oder Genera oder Spezies“ (Guyénot, 1941, S.386). Die Stufenleiter war für ihn durch eine Reihe aufeinanderfolgender Schöpfungsakte der Natur bedingt, er kannte keine Evolution und keine genetische Kontinuität. Kurioserweise findet man ganz ähnliche, wenn auch etwas mehr im Sinne der Schöpfungslehre formulierte Ideen noch in relativ später Zeit, nämlich 1857 in den Schriften von Louis Agassiz.

Während der ganzen zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts „lag“ der Begriff Evolution sozusagen „in der Luft“; einige Wissenschaftshistoriker haben drei Franzosen, Maupertuis, Buffon und Diderot, als Evolutionisten bezeichnet, während deutsche Historiker die gleiche Ehre Rodig, Herder, Goethe und Kant zuteil werden ließen. Die spätere Forschung konnte jedoch diese Behauptungen nicht untermauern. Alle diese „Vorläufer“ waren Essentialisten und postulierten entweder neue Ursprünge (statt der Evolution bestehender Typen) oder verfochten lediglich ein Entfalten („Entwickeln“ im engeren Sinne) immanenter Potentialitäten. Dessenungeachtet sind die Schriften dieser Autoren außerordentlich interessant. Nicht nur, weil sie das stetige Annähern an den Evolutionsgedanken erkennen lassen, sondern auch, weil sie das geistige Klima veranschaulichen, in dem sich das Evolutionsdenken durchsetzen mußte. In gewissem Sinne waren alle diese Autoren in der Tat Vorläufer Lamarcks; in einem anderen Sinne jedoch war es keiner von ihnen, denn Lamarck war der erste, der die essentialistischen Schranken gegen den Evolutionismus eindeutig und völlig durchbrach.

Maupertuis

Pierre Louis Moreau de Maupertuis (1698–1759) war einer der fortschrittlichsten Denker seiner Zeit [15]. Er brachte als erster das Newtonsche Gedankengut nach Frankreich, wo es von Voltaire und anderen begierig aufgegriffen wurde. Doch Maupertuis war auch der erste in Frankreich, der das einfache Newtonsche Paradigma von „Kräften und Bewegung“ als für die Biologie, ja sogar für die Chemie, unzureichend erkannte. Aus diesem Grund nahm er die Leibnizschen Ideen in seinen Begriffsrahmen auf. Über ihn und Madame Chatelet wurde wiederum Buffon mit dem Leibnizschen System bekannt, was zur Folge hatte, daß das Gedankengut von Leibniz in den Schriften der meisten französischen *philosophes* und Naturwissenschaftler des 18. Jahrhunderts, einschließlich denen Lamarcks, stark vertreten war.

Das Hauptinteresse von Maupertuis galt der Mathematik und Astronomie, aber daneben auch biologischen Erscheinungen; er war einer der Bahnbrecher der Genetik (siehe Kapitel 14). Ungeachtet gegenteiliger Behauptungen war er jedoch weder Evolutionist, noch einer der Gründer der Theorie der natürlichen Auslese, und seine Erklärungen waren eher die eines Kosmologen als die eines Biologen. Seine wirkliche Bedeutung lag darin, daß er die stark deterministische und auf dem Schöpfungsglauben fußende Komponente des Newtonschen Systems zurückwies und insofern auf Lukrez und die Epikureer zurückging, als er die Ursprünge weitgehend dem Zufall zuschrieb. Es gab bei weitem zu viel Mannigfaltigkeit und Heterogenität in der Natur, als daß die Welt nach einem Plan geschaffen worden sein konnte. Maupertuis übte heftige Kritik an den Naturtheologen mit Argumenten wie etwa, die Existenz giftiger Pflanzen und Tiere sei mit der Vorstellung von „Weisheit und Güte des Schöpfers“ unvereinbar.

Auch die einen Schöpfer leugnenden Materialisten (Atheisten) mußten auf irgend-eine Weise die Existenz von Organismen erklären. Sie griffen auf die Ideen von Lukrez zurück, wonach Organismen durch Urzeugung entstehen können. Allerdings gab es von diesem *deus ex machina*-Vorgang mehrere Versionen. Man konnte von der Existenz all-gegenwärtiger lebender Keime oder Moleküle überzeugt sein, die durch zufälliges Zu-sammentreffen sogar die höchsten Organismen produzieren konnten. Anschauungen dieser Art wurden noch in der Mitte des 18. Jahrhunderts vertreten, und zwar nicht nur von Maupertuis, sondern auch von La Mettrie, Diderot und anderen. Eine weitere Mög-lichkeit war es, die Idee der Urzeugung mit der der *scala naturae* zu verbinden. Es gibt keine überall in der Natur vorhandenen lebenden Keime, also muß die Urzeugung in der Lage sein, aus unbelebter Materie Leben entstehen zu lassen. Dieser Vorgang kann jedoch nur die einfachsten Lebewesen hervorbringen, die dann allmählich zu immer komplexeren Organismen umgestaltet werden, also in einer „verzeitlichten“ Stufenfolge des Lebendigen aufsteigen. Dies war, wie wir noch sehen werden, im wesentlichen La-marcks Theorie der Evolution.

Maupertuis' Erklärung der Entstehung der Welt der Organismen setzte die massen-hafte Urzeugung neuer Tier- und Pflanzensorten und eine ebenso massenhafte Ausmer-zung fehlerhafter Exemplare voraus. Dies ist allemal eine Ursprungstheorie, wie sie un-ter den Griechen weitverbreitet war, nicht aber eine Evolutionstheorie. Es muß hervorgehoben werden, wie Roger (1963) richtig bemerkt hat, daß diese Theorie der Be-seitigung fehlerhafter neuer Varianten nicht das Geringste mit natürlicher Auslese zu tun hat.

Da Maupertuis keinerlei naturgeschichtliche Bildung besaß, fand er nichts Lächerli-ches an dem Gedanken, daß jede beliebige Art von Organismus, selbst ein Elefant, das Produkt einer zufälligen Kombination von Material sein könne. „Der Zufall, so könnte man sagen, brachte eine gewaltige Zahl von Individuen hervor; ein kleiner Teil davon war so organisiert, daß seine Organe imstande waren, seinen Bedürfnissen zu genügen. Ein viel größerer Teil zeigte weder Anpassung noch Ordnung; diese letzteren kamen alle um. Also sind die Arten, die wir heute sehen, nur ein kleiner Teil all derer, die ein blindes Schicksal hervorgebracht hat“ (*Essaie de cosmologie*, 1750).

Allerdings verließ sich Maupertuis für die Entstehung neuer Arten nicht völlig auf die Urzeugung. Aufgrund seiner genetischen Studien kam er zu einer Theorie, die wir heute als Artbildung durch Mutation bezeichnen würden. Eine neue Art war für ihn nichts anderes als ein mutiertes Individuum; und in diesen Gedanken war er ein Vorläu-fer von de Vries. Die Rassen begannen seiner Ansicht nach mit zufälligen Individuen. Maupertuis war ohne jeden Zweifel Essentialist, und obgleich er sich die Erzeugung neuer Essenzen vorstellen konnte, war er nicht in der Lage, sich eine allmähliche und kontinuierliche Vervollkommnung einer Population durch Auslese (d. h. durch Repro-duktion) der bestangepaßten Individuen vorzustellen. Dennoch war seine Welt nicht statisch, sondern eine Welt, in der die Zeit eine wichtige Rolle spielte.

Buffon

Die zwei größten Naturforscher des 18. Jahrhunderts, Buffon und Linnaeus, wurden im selben Jahr geboren, 1707. Doch davon abgesehen und mit Ausnahme ihres großen In-teresses an der Naturgeschichte, waren die beiden Männer so verschieden, wie zwei

Menschen überhaupt nur sein können. Buffon (1707–1788) war wohlhabend, kam aus einer aristokratischen Familie und konnte es sich leisten, das Studium der Naturwissenschaft als Steckenpferd zu betreiben [16]. Linnaeus war arm und mußte hart kämpfen, um eine Stellung zu bekommen und seinen Lebensunterhalt zu verdienen. Auch in den meisten ihrer wissenschaftlichen Erklärungen vertraten die beiden gegensätzliche Ansichten (siehe Kapitel 4).

Als junger Mann verbrachte Buffon ein Jahr in England, wo er Mathematik, Physik und Pflanzenphysiologie studierte. Nach seiner Rückkehr nach Frankreich veröffentlichte er eine Übersetzung von Newtons *Fluxions* und Stephen Hales' *Vegetable Statics*. Durch besondere Protektion des Ministers Maurepas wurde Buffon 1739 zum Intendanten (Direktor) des Jardin du Roi ernannt, obwohl er für diese Position nicht besonders gut qualifiziert war. Doch stürzte er sich mit großem Enthusiasmus in die neue Aufgabe und faßte den Plan, eine universelle Naturgeschichte, von den Mineralien bis hin zum Menschen, zu verfassen. Fünfunddreißig große Bände dieses Werkes in Quartformat wurden zwischen 1749 und Buffons Tod im Jahre 1788 veröffentlicht und neun weitere Bände erschienen noch später. In dieser monumentalen und faszinierenden *Histoire Naturelle* setzte sich Buffon in anregender Weise mit nahezu allen Problemen auseinander, die später von den Evolutionisten aufgeworfen werden sollten. Das Werk war in brillantem Stil geschrieben und wurde in französischer Sprache oder in einer der zahlreichen Übersetzungen von allen Gebildeten in Europa gelesen. Es ist keine Übertreibung, wenn man behauptet, daß praktisch alle wohlbekannten Autoren der Aufklärung und sogar späterer Generationen in Frankreich wie auch in anderen europäischen Ländern entweder direkt oder indirekt Buffon-Anhänger waren. Buffon war in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts wahrhaftig der Vater alles Denkens im Bereich der Naturgeschichte [17]. Obgleich er, wie wir gleich sehen werden, selbst kein Anhänger des Evolutionsgedankens war, ist es nichtsdestoweniger richtig, ihn als den Vater des Evolutionismus zu bezeichnen. Und er war mit Sicherheit für das gewaltige Interesse verantwortlich, das man in Frankreich der Naturgeschichte entgegenbrachte (Burkhardt, 1977, S. 14–17).

Es gibt wenige Denker, bei denen es so schwierig ist wie bei Buffon, sie korrekt zu interpretieren. Gründe dafür gibt es viele. Zum Beispiel ist Buffons großes Werk eine literarische Enzyklopädie der Naturgeschichte und die Angaben zu allgemeinen Themen – etwa Evolution, Art oder Variation – sind über viele verschiedene Bände verstreut. Außerdem haben ohne Zweifel Buffons Vorstellungen im Laufe seines langen und aktiven Lebens eine Entwicklung durchgemacht, wenn auch alle Versuche, seine Anschauungen in klar definierte Perioden einzustufen, sich als ziemlich unzufriedenstellend erwiesen haben. Mit seinem wandlungsfähigen, ja fast quecksilbrigen Geist betrachtete Buffon viele Fragen von so vielen verschiedenen Seiten, daß er sich nicht selten widersprach. Man muß sich ausführlich mit der Gesamtheit seines Werkes auseinandergesetzt haben, bevor man mit Überzeugung sagen kann, welche seiner Ansichten als die typischsten anzusehen sind. Und schließlich ist es wahrscheinlich, daß Buffon in seinen frühen Veröffentlichungen nicht mit völliger Offenheit schreiben konnte. In den vierziger Jahren des 18. Jahrhunderts hatten die Theologen an der Sorbonne immer noch einen großen Einfluß, und einmal (1751) mußte Buffon in der Tat einige Aussagen formell widerrufen, die er über Geschichte und Alter der Erde gemacht hatte. Wahrscheinlich war zumindest ein Teil seiner Bemerkungen so formuliert, daß sie bei den Theologen keinen Anstoß erregten.

Als Buffon 1749 die ersten drei Bände seiner Naturgeschichte veröffentlichte, war er ein relativ rigoroser Anhänger Newtons. Infolgedessen war er beeindruckt von Bewegungs- und Kontinuitätsvorstellungen, und die Beschäftigung mit einer großen Zahl statischer, diskontinuierlicher Entitäten wie Arten, Gattungen und Familien schien ihm ziemlich sinnlos zu sein. Als er zum Direktor des Jardin du Roi (heute Jardin des Plantes) ernannt wurde, war seine Kenntnis der Systematik ziemlich begrenzt, doch machte er aus diesem Mangel eine Tugend, indem er die „Nomenclateurs“ (Linnaeus-Anhänger) als staubtrockene Pedanten attackierte und stattdessen das Studium der lebenden Tiere und der charakteristischen Merkmale ihrer Lebensweise predigte. In der Vorrede bemerkt er, es sei völlig unmöglich, die verschiedenen Sorten von Organismen in getrennte Kategorien einzustufen, da es immer Zwischenstücke zwischen einer Gattung und einer anderen gäbe. Wenn man aber wirklich eine Klassifikation vornehmen wolle, so müsse diese auf der Grundlage der Gesamtheit aller Merkmale erfolgen und nicht, wie es die Linnaeische Schule tue, eine willkürliche Auswahl einiger weniger Merkmale zugrunde legen. Trotz Betonung der Kontinuität enthalten die ersten drei Bände keinen Hinweis auf Evolution. Weder schlug Buffon die „Verzeitlichung“ der Stufenleiter des Lebendigen vor, noch deutete er an, daß eine Art aus einer anderen entstanden sei oder sich aus einer anderen entwickelt habe. Vielmehr wird im ersten Band in der Tat die Idee vertreten, die einzigen wirklichen Entitäten in der Natur seien die Individuen.

Die Reihenfolge der Arten, die Buffon seiner Naturgeschichte zugrundelegt, ist durch reine Zweckmäßigkeitserwägungen bestimmt. Er beginnt mit denen, die für den Menschen am wichtigsten oder nützlichsten bzw. ihm am besten bekannt sind. Daher werden Haustierarten wie Pferd, Hund und Kuh vor den wildlebenden Tieren behandelt, und die Tiere der gemäßigten Zonen wiederum vor den exotischen. Diese willkürliche Klassifikation war als Grundlage für Evolutionsüberlegungen so ungeeignet wie nur möglich. Was den Menschen betrifft, so ist er das höchste Lebewesen: „Alles, sogar seine äußere Erscheinung, zeigt die Überlegenheit des Menschen über alle anderen Lebewesen“. Sehr im Geiste von Descartes hält Buffon die Denkfähigkeit für das hervorragendste Merkmal des Menschen: „Sein und Denken ist für uns dasselbe.“ Da er davon überzeugt ist, daß Tiere nicht denken können, besteht für ihn eine gewaltige Kluft zwischen Tieren und Menschen, wodurch es ihm unmöglich wurde, sich den Menschen als ein vom Tier abstammendes Wesen vorzustellen.

Die Formulierung der ersten drei Bände der *Histoire Naturelle* (1749) läßt darauf schließen, daß Buffon zu jener Zeit möglicherweise Atheist gewesen ist. Im Jahre 1764 dagegen benutzt er entschieden die Sprache eines Deisten. Wenn er 1774 schreibt, „je tiefer ich in die Tiefen der Natur eindringe, um so mehr bewundere ich ihren Urheber und fühle tiefe Ehrfurcht vor ihm“, so scheint er auszudrücken, was er wirklich fühlt. Als Buffon schließlich an eine ewige Ordnung und an Naturgesetze glaubt, da braucht er einen Gesetzgeber, der für die beobachteten sekundären Ursachen verantwortlich ist. Die Wissenschaft wäre sinnlos, würde die Welt nicht durch eine unwandelbare und universelle Ordnung regiert. Hier kommt Buffon Aristoteles bemerkenswert nahe, der auf der Grundlage desselben Begriffs der ewigen Ordnung des Universums den Gedanken an Evolution ebenfalls ablehnte.

Buffon war sich der Möglichkeit der „Abstammung von gemeinsamen Vorfahren“ durchaus bewußt, ja er war vermutlich der erste Denker, der sie jemals deutlich zum Ausdruck gebracht hat:

Nicht nur Esel und Pferd, sondern auch den Menschen, die Affen, die vierfüßigen Säugetiere und alle Tiere kann man so betrachten, als bildeten sie eine einzige Familie ... Wenn man zugäbe, daß der Esel der Familie des Pferdes angehört und sich von dem Pferd nur deshalb unterscheidet, weil er von der ursprünglichen Form abgewichen ist, so könnte man genau so gut sagen, daß der Affe der Familie des Menschen angehört, daß er ein entarteter Mensch ist, daß Mensch und Affe gemeinsame Ursprünge haben; daß in der Tat alle Familien, wie bei den Pflanzen und bei den Tieren, aus einem einzigen Stamm entstanden sind, und daß alle Tiere von einem einzigen Tier abstammen, aus dem sich im Laufe der Zeit, als Resultat von Fortschritt oder Degeneration, alle anderen Tierrassen herausgebildet haben. Denn wenn ein einziges Mal gezeigt werden würde, daß es gerechtfertigt ist, diese Familien aufzustellen, wenn man die Gewähr hätte, daß es unter den Tieren und Pflanzen nur eine einzige Art (ich sage gar nicht einmal mehrere Arten) gegeben hat, die durch direkte Abstammung von einer anderen Art erzeugt worden ist; wenn es beispielsweise tatsächlich so wäre, daß der Esel nur ein entarteter Abkömmling des Pferdes ist, dann wäre der Macht der Natur keinerlei Grenze mehr gesetzt, und wir gingen nicht fehl, wenn wir annähmen, daß sie mit genügend Zeit imstande gewesen ist, aus einem einzigen Lebewesen alle anderen organisierten Wesen entstehen zu lassen. Aber dies ist keineswegs eine korrekte Darstellung der Natur, versichert uns doch die Autorität der Offenbarung, daß alle Tiere in gleicher Weise an der Gnade der unmittelbaren Schöpfung teilhatten und daß das erste Paar jeder Art vollausgebildet aus den Händen des Schöpfers hervorging (Buffon, 1766).

Diese Passage läßt sich so interpretieren, als habe Buffon lediglich pro forma, als Zugeständnis an die Theologen, seine wahre evolutionistische Überzeugung verhehlt, und sie ist in der Tat gelegentlich so ausgelegt worden. Alle jüngeren Buffon-Forscher (Lovejoy, Wilkie, Roger) sind sich jedoch darin einig, daß diese Aussage im Zusammenhang der Schrift, in der sie vorkommt, in der Tat eine ernstgemeinte Ablehnung der Möglichkeit der Abstammung von einem gemeinsamen Vorfahren darstellt. Unmittelbar nach der zitierten Passage folgt eine Reihe verschiedener Argumente gegen die Möglichkeit der Abstammung einer echten Art von einer anderen. Buffon führt insbesondere drei Argumente an. Erstens, daß in der geschriebenen Geschichte das Erscheinen neuer Arten nicht bekannt ist. Zweitens, daß die Unfruchtbarkeit der Bastarde eine unüberwindliche Barriere zwischen den Arten aufrichtet. Und drittens: wenn eine Art von einer anderen abstammte, wenn „beispielsweise die Art der Esel von dem Pferd abstammte“, dann hätte das Resultat nur langsam und schrittweise erzeugt werden können. In diesem Fall würde es zwischen Pferd und Esel eine lange Reihe von Zwischenstufen geben. Warum sehen wir dann aber heute nicht die Vertreter, die Abkömmlinge, dieser Zwischenarten? Warum bleiben nur die beiden Extreme übrig? Diese Argumente führen Buffon zu der Folgerung: „Zwar läßt sich nicht beweisen, daß die Erzeugung einer Art aus einer anderen durch Entartung für die Natur unmöglich ist, doch ist die Zahl der Wahrscheinlichkeiten, die dagegen sprechen, derart enorm, daß man sogar aus philosophischen Gründen kaum einen Zweifel in diesem Punkt haben kann.“

Auf welche Weise entstehen dann also Arten? Aus spontanen chemischen Verbindungen geht ununterbrochen lebende Materie (organische Moleküle) hervor. Organische Moleküle wiederum verbinden sich spontan miteinander und bilden das erste Individuum jeder wesentlichen Art. Dieses so entstandene erste Wesen wird der Prototyp

einer Art. Er wird zum *moule intérieur* (zur epigenetischen inneren Form) für seine Nachkommen und sichert somit die Permanenz der Art. Diese Unveränderlichkeit wird unaufhörlich von den „Umständen“ in Frage gestellt, die Varietäten erzeugen. Doch die Beständigkeit des *moule intérieur* verhindert, daß die Variationen bestimmte Grenzen überschreiten. In dieser Beziehung spielt der *moule intérieur* eine ähnliche Rolle wie Aristoteles' *eidos* (Form). Viele niedrigere Organismen werden fortwährend durch *generatio spontanea* aus organischen Molekülen erzeugt. Es gibt ebenso viele Tier- und Pflanzenarten wie es lebensfähige Kombinationen organischer Moleküle gibt. Nicht lebensfähige Kombinationen sterben aus.

Die ersten drei Bände der *Histoire Naturelle* (veröffentlicht im Jahre 1749) unterscheiden sich ziemlich stark von dem vierten (1753) und den nachfolgenden Bänden. Einer der Gründe dafür ist, daß Buffon Anfang der fünfziger Jahre mit dem Werk von Leibniz Bekanntschaft gemacht hatte, mit dem Gewicht, das darin auf das Stufenreich des Lebendigen, die Lückenlosigkeit und Vollkommenheit gelegt wird, sowie mit den darin enthaltenen Hinweisen auf Evolution. Von diesem Zeitpunkt an enthielten Buffons Schriften eine Mischung aus den Anschauungen Newtons und Leibnizens. Auf der einen Seite vertrat er weiterhin die Idee der Lückenlosigkeit und sagte: „Es scheint, daß alles, was existieren kann, auch wirklich existiert.“ Auf der anderen Seite lehnte er finale Ursachen ab, und seine Einstellung ist durchweg anti-teleologisch. Die Welt wurde zu Anbeginn als etwas Vollkommenes geschaffen, und es gab für sie keine Notwendigkeit, noch vollkommener zu werden. Gelegentlich lehnte er deutlich Platons Essentialismus ab, etwa wenn er bemerkt, daß wir von der Vielfalt der Erscheinungen abstrahieren müssen, daß aber diese Abstraktionen das Produkt unserer eigenen Intelligenz seien und nicht real. Doch die meisten seiner Interpretationen sind typologischer Art, wie aus seiner Behandlung der Art deutlich wird.

Im ersten Band seiner *Histoire naturelle* verneinte Buffon die Existenz von Arten, indem er behauptete, es existierten lediglich Individuen. Diesen Gesichtspunkt gibt er im zweiten Band völlig auf. Dort definiert er die Art folgendermaßen:

Wir sollten zwei Tiere als derselben Art angehörig ansehen, wenn sie sich durch Paarung fortsetzen und die Ähnlichkeit der Art bewahren können, und wir sollten sie als Angehörige verschiedener Arten betrachten, wenn sie nicht imstande sind, auf diese Weise Nachkommen zu erzeugen. So weiß man, daß der Fuchs eine andere Art ist als der Hund, wenn sich als Tatsache erweist, daß aus der Paarung eines Männchens und eines Weibchens dieser zwei Tiersorten keine Nachkommenschaft hervorgeht. Und selbst, wenn ein Bastard daraus entstehen sollte, eine Art Maultier, so würde dies als Beweis ausreichen, daß Fuchs und Hund nicht derselben Art angehören, denn dieses Maultier würde unfruchtbar sein.

Die Entstehung eines sterilen Bastardes beweist, daß wir es mit verschiedenen Arten zu tun haben, denn für die Erhaltung einer Art „ist eine ununterbrochene, stetige und unveränderliche Reproduktion notwendig“. Wie Lovejoy sehr richtig sagt, setzt diese Ausdrucksweise nicht nur stillschweigend voraus, daß Arten real sind, sondern auch, daß sie konstante und unveränderliche Entitäten sind. Arten sind für Buffon Typen und nicht Populationen. Ein solch starrer Artbegriff im Verein mit dem Phänomen der Sterilität der Hybriden machte den Gedanken einer evolutiven Abstammung einer Art von einer anderen ganz und gar undenkbar. Buffons Definition der Art hat außerdem den Nachteil, daß sie nicht wirklich einen Begriff definiert, sondern nur eine Methode liefert zur

Überprüfung, ob zwei Individuen derselben Art oder verschiedenen Arten angehören. Sie hat eine Unterscheidungsfunktion.

Buffons wichtigste Erörterung der Art von Fragen, die heute unter die Überschrift „Evolutionsbiologie“ fallen würden, finden sich in seinem Essay über die Degeneration von Tieren (1766). Hier vertritt er mit allem Nachdruck die Ansicht, daß die Mehrheit der Variationen nichtgenetischer Natur und von der Umgebung verursacht sei. Dies ließe sich aus der Tatsache ersehen, daß die Haustierrassen die variabelsten aller Tiere sind, da der Mensch sie in alle Klimata verpflanzt und an eine große Futtervielfalt gewöhnt hat – eine Meinung, der sich Darwin später anschloß.

Daß Buffon seine Ausbildung in den exakten Wissenschaften erfahren hat, tritt bei seiner Erörterung der Variation besonders deutlich zutage. Seiner Überzeugung gemäß behauptet er, daß dieselben Ursachen auch dieselben Wirkungen haben dürften. Tiere, die an gleichen Orten leben, müßten einander ähnlich sein, da gleiches Klima gleiche Tiere und gleiche Pflanzen hervorbringe. Da er an den Primat der physikalischen Ursachen glaubte, war er davon überzeugt, daß es auch auf anderen Planeten Leben gäbe, und errechnete anhand von Schätzwerten der Abkühlungsgeschwindigkeit dieser Planeten, zu welcher Zeit das Leben dort entstanden sein dürfte. Buffons Vorstellung von den Organismen als „Produkt“ des Ortes, an dem sie leben, spielte während der nächsten hundert Jahre eine wichtige Rolle im Denken der Biogeographen [18].

Aus all dem, was hier gesagt worden ist, dürfte deutlich geworden sein, warum kein Widerspruch besteht zwischen der Aussage, daß Buffon kein Evolutionist war, und der Behauptung, er sei dennoch der Vater des Evolutionsdenkens gewesen. Er war der erste, der eine lange Reihe von Evolutionsproblemen erörterte – Probleme, die niemand vor ihm aufgeworfen hatte. Zwar gelangte er häufig zu falschen Schlüssen, doch war er es, der diese Themen in das Repertoire wissenschaftlicher Fragestellungen aufnahm. Obgleich er selbst evolutionäre Erklärungen ablehnte, lenkte er doch als erster die Aufmerksamkeit der wissenschaftlichen Welt auf solche Erklärungen. Wir verdanken ihm umfangreiche Abhandlungen über den Ursprung der Erde im allgemeinen und über Sedimentgesteine im besonderen; er begründete die Bedeutung der Frage des Aussterbens von Tierarten; er warf die Frage auf, ob nah verwandte Arten, wie Pferd und Esel, von demselben Vorfahren abstammen könnten; und schließlich war er der erste, der dem Problem der Probleme, der Errichtung der Fortpflanzungsisolation (wie wir heute sagen würden) zwischen zwei beginnenden Arten seine volle Aufmerksamkeit zuwandte.

Welches war, alles in allem genommen, der Nettoeffekt von Buffons Denken auf die zukünftige Entwicklung des Evolutionsdenkens? Er befindet sich zweifellos in der zweideutigen Position, das Evolutionsdenken sowohl gehindert als auch gefördert zu haben. Er hinderte es dadurch, daß er häufig die Doktrin von der Unveränderlichkeit der Arten vertrat. Er hinderte es außerdem dadurch, daß er ein Artkriterium einführte (Fruchtbarkeit unter den Angehörigen einer Art), das in den Augen seiner Zeitgenossen evolutive Veränderungen unmöglich machte. In der Tat hat die Frage, wie eine Art eine andere Art hervorbringen könne, von der sie durch die Unfruchtbarkeitsschranke getrennt ist, einigen Genetikern noch in der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts zu schaffen gemacht (Bateson, 1922; Goldschmidt, 1940). Diese Vorbehalte Buffons, denen sich alle besser unterrichteten Geister seiner Zeit anschlossen, waren der Grund, warum ein bloßes Demonstrieren des evolutiven Wandels nicht ausreichte, um die Evolutionslehre zu begründen. Nötig war vielmehr eine Demonstration, auf welche Weise die Kluft zwischen den Arten überbrückt werden konnte, und diese wurde später von den Vertretern der geographischen Artbildung geliefert.

Weitaus wichtiger jedoch sind Buffons positive Beiträge zum Evolutionismus.

1. Mit seiner ausführlichen Analyse führte er den Gedanken der Evolution in den Bereich der Wissenschaft ein, wo er seither als angemessener Forschungsgegenstand zu behandeln war.
2. Er verallgemeinerte die Ergebnisse seiner anatomischen Untersuchungen (zusammen mit seinem Mitarbeiter Daubenton) durch Einführen des Begriffs der „Einheit des Typus“. Daraus entstand erst die Schule der idealistischen Morphologie und anschließend die der vergleichenden Anatomie, die so viel Beweismaterial zugunsten der Evolution beitrug.
3. Mehr als jeder andere war er für eine neue Chronologie der Erde verantwortlich, das heißt dafür, daß man einen ungeheuren Zeitmaßstab für die Erde akzeptierte.
4. Er war der Begründer der Biogeographie. Als er aus Opposition zu Linnaeus die Arten nach ihren Herkunftsländern anordnete, grupperte er sie in Faunen. Die Anhäufung von Listen von Faunen durch Buffon und seine Nachfolger diente als Grundlage für weitreichende Verallgemeinerungen. In der Tat leitete Darwin mehr Beweise für die Evolution aus den Fakten der Verbreitung als aus jedem anderen biologischen Phänomen ab (siehe Kapitel 10).

Vor Buffon besaß die Naturgeschichte alle Kennzeichen einer Nebenbeschäftigung, eines Hobbys. Er war es, der sie auf das Niveau einer Wissenschaft emporhob. Ein großer Teil der *Histoire Naturelle* enthält, was wir heute „Ökologie“ nennen würden; andere Teile sind dem Studium des Verhaltens gewidmet. Hier bestätigte sich in großartiger Weise erneut der Wert des Studiums ganzer Tiere als Gegengewicht zu den atomisierenden Einflüssen der zeitgenössischen Physiologie, insbesondere da Buffon selbst ebenfalls an Physiologie, Entwicklung und organischen Molekülen interessiert war. Welche Autoren aus der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts man auch immer liest, ihre Abhandlungen sind letzten Endes lediglich Kommentare zu Buffons Werk. Mit Ausnahme von Aristoteles und Darwin hat kein anderer Erforscher von Lebewesen jemals einen derart weitreichenden Einfluß gehabt.

Diderot

Von den führenden Geistern der Aufklärung war keiner stärker an lebenden Organismen interessiert als Denis Diderot (1713–1784). In mehreren Aufsätzen in der *Encyclopédie* und vor allem in einer Reihe ideenreicher Essays setzte er sich immer wieder mit Ursprung und Natur des Lebens, Zufall oder Determinismus, Wechselwirkung von Molekülen, Urzeugung, der Rolle der Umgebung und ähnlichen Fragestellungen auseinander [19]. Diderot war offenbar ein eifriger Leser, und bei seinen Überlegungen entlehnte er großzügig Ideen von Buffon, Leibniz, Maupertuis, Condillac, Bordeu, Haller und anderen Zeitgenossen. Er trug nur wenige eigene schöpferische Gedanken bei, doch hatte er durch die brillante Art und Weise, in der er gängige Spekulationen zu einem erklärenden Schema zusammenfügte, großen Einfluß auf die französischen Intellektuellen. Sein vielleicht kühnstes Essay war *Le rêve d'Alembert*, das 1769 geschrieben, aber erst 1830 offiziell veröffentlicht wurde. Doch zirkulierte kurz nach seiner Fertigstellung eine Version unter der Hand in Paris, so daß sein Inhalt in den Pariser Salons zweifellos bestens bekannt war; es ist als fast sicher anzunehmen, daß Lamarck mit ihm vertraut

war. Die Atmosphäre des Werkes kommt in den Fieberphantasien des D'Alembert ausgedrückt zum Ausdruck:

Alle Geschöpfe sind mit dem Leben aller anderen Geschöpfe verknüpft ... Die ganze Natur befindet sich in einem fortwährenden Zustand des Fließens. Jedes Tier ist mehr oder weniger ein menschliches Wesen, jedes Mineral mehr oder weniger eine Pflanze, jede Pflanze mehr oder weniger ein Tier ... Nichts in der Natur ist klar abgegrenzt ... Ist irgendein Atom in der Natur einem anderen genau gleich? Nein ... Stimmt du mir nicht darin zu, daß in der Natur alles mit allem anderen verbunden ist und daß kein Bruch in der Kette sein kann? ... Es gibt nur ein einziges großes Individuum, und das ist das Ganze ... Ihr armen Philosophen, ihr redet über Essenzen! Vergeßt die Idee der Essenzen ... und was ist mit den Arten? Arten sind bloße Tendenzen in Richtung auf ein ihnen gemeinsames Ziel hin ... Und das Leben? Eine Reihe von Aktionen und Reaktionen ... Das lebendige Molekül ist der Ursprung von allem, es gibt keinen einzigen Fleck in der ganzen Natur, der nicht Schmerz oder Freude empfindet.

Dieser kurze Monolog enthält eine Liste praktisch aller von der Klassik bis zu den damals modernen Philosophen wie Leibniz und Buffon vertretenen Ideen über Leben und Materie. Obgleich einige der Elemente von Diderots späteren Auffassungen eine Rolle in Evolutionstheorien spielten, war Diderot selbst keineswegs ein Anhänger des Evolutionsgedankens. In seinen Schriften ist in keiner Weise stillschweigend die Ansicht enthalten, daß sich das Leben auf der Erde mit der Zeit verändert. Zu der Zeit, als er *Le rêve* schrieb, war er kompromißloser Atheist geworden. Seine Welt war nicht „geschaffen“; sie besaß keine der „geplanten“ Merkmale der Welt der Naturtheologen. Es war eine durchweg materialistische Welt der Moleküle. Vielleicht der bemerkenswerteste Satz in *Le rêve* ist: „Die Organe erzeugen die Bedürfnisse, und umgekehrt produzieren die Bedürfnisse die Organe.“ Dieser Gedanke, der allem Anschein nach von Condillac stammte, sollte schließlich zu einem der Eckpfeiler von Lamarcks Evolutionstheorie werden.

Entwicklungen in anderen Teilen Europas

Die meisten bisher erwähnten Denker waren Franzosen, und Frankreich hatte in der Tat im 18. Jahrhundert die geistige Führung Europas inne. Aber auch in Großbritannien (insbesondere in Schottland), Deutschland, den Niederlanden und Skandinavien gährte es beträchtlich. Tatsächlich übernahmen Großbritannien und Deutschland nach dem Tod Lamarcks und Cuviers die Führung auf dem Gebiet. In Deutschland war es nach Leibniz und dessen außergewöhnlicher Originalität ziemlich ruhig geworden. Doch gab es vielerlei Anzeichen dafür, daß der Theismus schwächer wurde. An seine Stelle trat ein liberaler Deismus, das heißt, eine Ablehnung aller Offenbarung, einschließlich der Bibel, der seine höchste Blüte in den Schriften von Reimarus erlebte [20]. In der Biologie beeinflusste Reimarus hauptsächlich die Interpretation des tierischen Verhaltens. Der einflußreichste Denker der Epoche war jedoch der Historiker Johann Gottfried Herder [21], dessen wichtigster Beitrag seine Betonung des historischen Denkens und der Vielfalt war. In seinem vierbändigen Werk *Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit* (1784–1791) befaßt er sich nicht nur mit der „Entstehung des Menschen“, sondern auch ausführlich mit dem Universum und der Welt der Tiere und Pflanzen.

Herder übte dadurch, daß er alle Fragen konsequent unter dem historischen Blickwinkel anging, großen Einfluß auf das Denken Goethes, Kants und der Naturphilosophen aus. Doch er war, wie alle anderen Deutschen auch, Essentialist, und die Umgestaltung einer Art in eine andere war für ihn undenkbar. Herders Grundvorstellung von der lebendigen Welt war die einer verzeitlichten *scala naturae*, doch kam er niemals ins Reine mit dem Problem, wie man von Pflanzen zu Tieren oder von einfachen Tieren zu höheren Tieren gelangen könnte. Nichtsdestoweniger bestand er darauf: „... von den Pflanzen zum Tier, von diesen zum Menschen sahen wir die Form der Organisation steigen, mit ihr auch die Kräfte und Triebe des Geschöpfes vielartiger werden und sich endlich alle, in der Gestalt des Menschen, sofern diese sie fassen konnte, vereinen.“ Viele von Herders Gedanken stammen von Buffon, obgleich er sie häufig erheblich erweitert, wie bei seiner Behandlung des Kampfes ums Dasein.

Kant ist häufig als Vorläufer Darwins bezeichnet worden, allerdings ohne Rechtfertigung, wie mehrere Autoren eindeutig bewiesen haben, unter ihnen besonders überzeugend Lovejoy (1959 d). Zwar sah Kant deutlich die Problematik, wie aus der Erörterung der Anpassung in seiner *Kritik der Urteilskraft* (1790) hervorgeht, da er jedoch durch und durch Essentialist war, konnte er sich eine Evolution einfach nicht vorstellen. Er war tief beeindruckt von Buffons Argument, wonach die Unfruchtbarkeitsbarriere die scharfe Abgrenzung der Arten gegeneinander aufrechterhielt, und nahm dies als eindeutigen Beweis für die Unmöglichkeit, durch irgendetwas wie Evolution von einer Art zu einer anderen zu gelangen. Es ist ihm niemals gelungen, den Widerspruch zwischen der Diskontinuität der Arten und der Kontinuität im Universum zu lösen, die er in seiner Kosmologie wie auch durch sein Festhalten an der großen Rangfolge der Vervollkommenung zum Ausdruck brachte. Der scheinbare Widerspruch zwischen den rein mechanischen Gesetzen der Physik und Chemie und der vollkommenen Anpassung aller Organismen, die einen ad hoc-Schöpfungsakt zu erfordern schien, stellte Kant vor ein Problem, das zu lösen er nicht in der Lage war (Mayr, 1974 d, S. 383–404; Lovejoy, 1959 d, S. 173–206).

Niemand spiegelt das Denken des ausgehenden 18. Jahrhunderts in Deutschland besser wider als J. B. Blumenbach, der in seiner einflußreichen Naturgeschichte des langen und breiten über Mutabilität, Aussterben, Urzeugung, Degeneration, Endursachen, Schöpfung, Katastrophen und Bildungstrieb schrieb. Blumenbach besaß ein beträchtliches Wissen, war aber unfähig, sich von den herrschenden Ideen seiner Zeit zu befreien.

England, das im 17. und frühen 18. Jahrhundert in der Philosophie (Locke, Berkeley, Hume), Physik und Physiologie eine führende Rolle gespielt hatte, leistete im 18. Jahrhundert praktisch keinerlei Beitrag zum Evolutionsdenken. Die einzige Ausnahme ist Erasmus Darwin [22], Charles Darwins Großvater, der sich in seinem Werk *Zoonomia* (1796) in einige gelegentliche evolutionäre Spekulationen einließ. Er bildete sie niemals weiter durch, und somit hatten sie erstaunlich wenig Einfluß auf spätere Entwicklungen. Eine ausführliche Darstellung der Anschauungen von Erasmus Darwin ist nicht gerechtfertigt. Es sei lediglich darauf hingewiesen, daß drei Annahmen in bezug auf seine Vorstellungen falsch sind:

1. Daß er Lamarck vorweggenommen oder gar, daß Lamarck seine Ideen von Erasmus Darwin bezogen habe. Der Glaube an eine Vererbung erworbener Merkmale und andere Vorstellungen, die sich bei beiden Autoren finden, waren zu jener Zeit weit verbreitet. Es ist kein Zweifel, daß Erasmus Darwins Werk Lamarck nicht bekannt war.

2. Daß er seinen Enkel stark beeinflusste. In Charles Darwins *Entstehung der Arten* findet sich kaum eine Spur von Erasmus Darwins Gedanken, und jener verneinte aus-

drücklich einen derartigen Einfluß, wenngleich die Lektüre von *Zoonomia* in seinen Notizbüchern einen Niederschlag findet (Hodge, 1981).

3. Daß er ein außerordentlich origineller Denker war. Erasmus Darwin war in erster Linie jemand, der Ideen miteinander verflocht und populär machte; praktisch jede einzelne seiner Ideen läßt sich bis zu früheren Autoren zurückverfolgen, mit denen er durch seine umfassende Lesetätigkeit vertraut war. Seine sogenannten evolutionären Ideen waren in den Kreisen von Naturtheologen und britischen Tierzüchtern weitverbreitet.

Für das mangelnde Interesse an dem Evolutionsgedanken im England des 18. Jahrhunderts gab es mehrere Gründe. Die große Blüte des Empirizismus zu jener Zeit brachte eine Überbewertung der exakten und experimentellen Wissenschaften mit sich. Die Beschäftigung mit der Naturgeschichte war gänzlich in der Hand geweihter Pfarrer, was unvermeidlich zu dem Glauben an den perfekten Bauplan einer geschaffenen Welt führte, einer Ansicht, die mit der Vorstellung von Evolution unvereinbar war.

Linnaeus

Auf den ersten Blick scheint es fehl am Platze zu sein, in einer Erörterung der Geschichte des Evolutionsdenkens auch Carl Linnaeus (1707–1778) zu erwähnen, der oft als Erzfeind der Evolutionsidee betrachtet wird. Dennoch spielte er eine wichtige Rolle (siehe Kapitel 4). Obschon von einer auf der scholastischen Theorie der logischen Unterteilung aufbauenden Klassifikationstheorie ausgehend, legte er die Fundamente für die Entwicklung einer natürlichen, hierarchischen Klassifikation, die mit der Zeit tatsächlich die Annahme des Begriffes der gemeinsamen Abstammung notwendig machte. Er ahnte dunkel die Verwandtschaft von Ordnungen und Klassen, wie seine wohlbekannte Aussage erkennen läßt: „Alle Pflanzengruppen zeigen Verwandtschaft auf allen Seiten, wie Länder auf einer Weltkarte“ (*Philosophia Botanica*, 1750, S. 77). Und doch zerstörte Linnaeus dadurch, daß er Gattungen, Ordnungen und Klassen anerkannte, die „Kontinuität des Lebens“, und ersetzte sie durch eine Hierarchie von Diskontinuitäten. Dies war völlig mit dem essentialistischen Denken vereinbar, schuf aber einen Konflikt mit dem Kontinuitätsglauben des Evolutionsdenkens. Kontinuität und Diskontinuität miteinander in Einklang zu bringen, wurde damit zu einer der großen Herausforderungen an die Evolutionsbiologie.

Durch sein Beharren auf der Konstanz und Unveränderlichkeit der Arten im Gegensatz zu der Verschwommenheit der eher nominalistischen französischen Schule machte Linnaeus die Entstehung von Arten zu einem wissenschaftlichen Problem (Poulton, 1903; Mayr, 1957). Noch komplizierter wurde dieses Problem durch seine Theorie von der Entstehung der Arten durch Hybridisierung, die er gegen Ende seines Lebens vorschlug. Wie Ray, so lehnte auch Linnaeus die Heterogonie entschieden ab. In der Tat verneinte er zumindest in seinen Hauptschriften alle und jede Transmutation einer Art in eine andere.

Sein waches Interesse am Gleichgewicht der Natur und am Kampf ums Dasein war wichtig für die Entwicklung der Vorstellungen späterer Naturtheologen sowie der Anschauungen von de Candolle und anderen vor-Darwinschen Denkern (Hofsten, 1958; Limoges, 1970). Es bildete einen wichtigen Teil des begriffsmäßigen Hintergrundes, vor dem die Theorie der natürlichen Auslese entstand. Tatsächlich lassen sich nicht wenige von Darwins Argumenten bis zu Linnaeus zurückverfolgen, selbst dort, wo sie die Ideen

von Linnaeus ablehnen. Kurz gesagt, Linnaeus leistete einen wichtigen Beitrag zu der Vorstellungswelt, die später zur Entstehung der Evolutionstheorien führte [23].

Das Erbe der Vor-Lamarckschen Epoche

Im 17. und 18. Jahrhundert vollzog sich, wie wir gesehen haben, eine fast totale Umwälzung in der Vorstellung des Menschen von der Natur. In einem „Zeitalter der Vernunft“ war die Offenbarung nicht mehr länger als letzte Autorität für die Erklärung von Naturerscheinungen annehmbar. Der Theismus machte weitgehend dem Deismus oder sogar Atheismus Platz. Entdeckungen auf allen Gebieten diskreditierten die Bibel als Quelle wissenschaftlicher Erklärung. Der Gott, der in den Lauf der Dinge eingriff und Wunder tat, wurde durch das Bild eines Gottes ersetzt, der allgemeine Gesetze gibt, welche als sekundäre Ursachen bei der Erzeugung aller konkreten Phänomene wirksam sind. Diese Auslegung stand in Einklang mit der Entdeckung großer physikalischer Gesetze, nach denen Sonne und Planeten sich automatisch und ohne göttlichen Eingriff bewegen. Die Begriffe Unendlichkeit der Zeit, Unbegrenztheit des Raumes und kosmologische Evolution (Kant, Laplace) setzten sich durch. Entdeckungen in den biologischen Wissenschaften stellten die kreationistisch-interventionistische Auslegung auf besonders ernstzunehmende Weise in Frage. Zu diesen Entdeckungen gehörte die Heterogenität von Faunen und Floren, immer größere Unterschiedlichkeit der Fossilien in den unteren Schichten, das Anwachsen des Beweismaterials für die Häufigkeit des Aussterbens, die Linnaei-sche Hierarchie, die Entdeckung morphologischer Typen, die Entdeckung mikroskopischer Organismen, die Anerkennung der unglaublichen Angepaßtheit von Organismen, die Anfänge eines Denkens in Populationen anstelle des typologischen Denkens.

Gegen Ende des Jahrhunderts war mittlerweile deutlich geworden, daß es zwei Hauptprobleme gab, für die man eine Erklärung finden mußte: zum einen den Ursprung der Vielfalt und ihre anscheinend ordentliche Anordnung in einem natürlichen System, und zum anderen die großartige Anpassung aller Organismen aneinander und an ihre Umgebung. Der Essentialist sah sich darüber hinaus noch vor das Problem gestellt, wie die Diskontinuität der Arten und höheren Kategorien mit der allgemeinen Kontinuität aller Lebensphänomene in Einklang zu bringen sei. Schließlich gab es noch eine Reihe spezieller Rätsel, die mit der Idee von der Weisheit und Güte des Schöpfers in Widerspruch zu stehen schienen, etwa die Frage des Aussterbens oder der Existenz verkümmelter Organe. Der Schöpfungsglaube war eine Lösung, die immer weniger befriedigte. Somit war der Weg frei für einen revolutionären neuen Start, und es war lediglich eine Frage der Zeit, bis ein Naturforscher den Mut und die Originalität besitzen würde, eine dem geltenden Dogma deutlich widersprechende Lösung vorzuschlagen. Es war der französische Biologe Lamarck.

8 Evolution vor Darwin

Einem modernen Biologen erscheint die Zeitspanne, die zwischen den ersten provozierenden Andeutungen des Evolutionismus in Leibniz' *Protogaea* (1694) und dem endgültigen Vorschlag der Evolutionstheorie durch Lamarck (1800) verstrich, außerordentlich lang. Sein ganzes Leben lang hatte sich Buffon an der Grenze der Evolutionslehre bewegt, zahlreiche andere Denker hatten sich eine verzeitlichte Version der *scala naturae* zu eigen gemacht, keiner von ihnen aber hatte den entscheidenden Schritt getan, die ununterbrochene Kette einer erschaffenen Stufenfolge von zunehmend vollkommeneren Lebewesen in eine Abstammungslinie umzusetzen.

Lamarck

Jean Baptiste Pierre Antoine de Monet, Chevalier de Lamarck (1744–1829) wurde in eine verarmte nordfranzösische Adligenfamilie hineingeboren [1]. Mit siebzehn Jahren ließ er sich in die Armee anwerben, focht im Siebenjährigen Krieg mit großer Tapferkeit in einer Reihe von Schlachten, ließ sich mit neunzehn Jahren pensionieren und lebte seitdem in Paris von einer sehr kleinen Rente und dem, was er sich mit literarischer Tagelohnarbeit an Wörterbüchern und dergleichen dazuverdienen konnte. Mit der Zeit begann er ein sehr großes Interesse an Naturgeschichte, insbesondere Botanik, zu entwickeln und schrieb schließlich ein vierbändiges Werk über die Flora Frankreichs, das für die Exzellenz seiner Beschreibungen zu Recht gelobt wurde. Kurz darauf bestellte Buffon ihn zum Hauslehrer und Reisebegleiter seines Sohnes. Dadurch erhielt Lamarck Gelegenheit, Italien und andere europäische Länder zu sehen; in der Tat waren es die einzigen Reisen, die er in seinem Leben jemals unternommen hat. Im Jahre 1788 beschaffte Buffon ihm eine Stelle als Assistent in der botanischen Abteilung des naturhistorischen Museums, die er während der nächsten fünf Jahre innehatte. Während der annähernd dreißig Jahre, in denen er sich mit Pflanzen befaßte, veröffentlichte er eine ungeheure Menge, und es kann kein Zweifel daran bestehen, daß er zu jener Zeit von der Existenz gut abgegrenzter Arten überzeugt war, die „im Anfang geschaffen worden seien“ und sich danach nicht geändert hätten. Aus mehreren seiner Aussagen geht eindeutig hervor, daß er zu jener Zeit essentialistisch dachte.

Im Jahre 1793 wurde Lamarck im Zuge der Neuorganisation der wissenschaftlichen Institutionen in Frankreich zum Professor für die „niederen Tiere“ ernannt – oder für die Wirbellosen, wie wir sie heute mit dem Namen bezeichnen, den Lamarck ihnen gegeben hat. Diese neue Ernennung war das entscheidende Ereignis seines Lebens. Mit enormer Energie wandte er sich dem Studium der zusammengewürfelten Tiergruppe zu,

die Linnaeus unter dem Namen „Würmer“ zusammengefaßt hatte. Lamarck war bereits neunundvierzig Jahre alt, als er sich mit diesen neuen Studien zu befassen begann, doch hatten sie ganz offensichtlich einen revolutionierenden Einfluß auf seine Vorstellungen. Bis zu jener Zeit hatte er eine für das 18. Jahrhundert typische Mischung aus Deismus und einer Synthese von Newtonschem und Leibnizschem Gedankengut vertreten. Von Newton hatte er den Glauben an die Gesetzmäßigkeit des Universums übernommen und die Überzeugung, daß alle Erscheinungen, nicht nur der unbelebten Natur, sondern auch der „organisierten Körper“, mit der Einwirkung von Bewegungen und Kräften erklärt werden könnten. Von Leibniz hatte er eine optimistische Überzeugung von der perfekten Harmonie des Universums, von vollkommener Vielfalt und Kontinuität übernommen. Diese Synthese führte zu zahlreichen Widersprüchen, und es scheint auf der Hand zu liegen, daß Lamarck sich den Evolutionismus zu eigen machte in dem Bemühen, wenigstens einige dieser Widersprüche zu lösen.

Lamarck hatte grandiose Pläne für eine universelle „Physik der Erde“ (einschließlich der Biologie), und zu diesem Ziel befaßte er sich ein wenig mit allen Zweigen der Naturwissenschaft. Er machte sich lächerlich durch seine Einwände gegen Lavoisiers glänzende neue Entdeckungen auf dem Gebiet der Sauerstoffchemie und durch seine meteorologischen Voraussagen. Er schrieb auch eine Geologie (Lamarck, 1802a), die von seinen Zeitgenossen praktisch ignoriert und erst neuerdings ins Englische übersetzt wurde.

Es war eine der Pflichten seines neuen Professorenamtes, einen jährlichen Kurs über die Wirbellosen zu halten. Mehrere Jahre lang widmete Lamarck die erste Vorlesung einem *Discours d'ouverture*. Die Manuskripte dieser Vorlesungen (oder zumindest einige von ihnen) sind erhalten geblieben und zum Teil vor kurzem veröffentlicht worden (Lamarck, 1907). Im *Discours* des Jahres 1799 spiegelt sich Lamarcks Denkweise noch genauso wider, wie er sie von dem Botaniker A.-L. de Jussieu und der linnaeischen Schule übernommen hatte: die Arten waren unveränderlich, und es gab keinen einzigen Hinweis auf die Möglichkeit einer Evolution. Im *Discours* des darauffolgenden Jahres, den Lamarck am 11. Mai 1800 hielt, treten seine neuen evolutionistischen Theorien zutage, die bereits die wesentlichen Punkte seiner *Philosophie zoologique* (1809) enthalten. Offensichtlich hatte Lamarck zwischen 1799 und 1800 eine „Bekehrung“ erlebt, wie man das in der religiösen Literatur nennen würde. Was kann einen Mann, der bereits 55 Jahre alt war, veranlaßt haben, seine bisherige Weltsicht aufzugeben und durch eine andere zu ersetzen, die derart revolutionär war, daß niemand zuvor sie vertreten hatte?

Die Bemühungen um eine Erklärung von Lamarcks Evolutionismus sind in der Vergangenheit fast ausnahmslos unbefriedigend gewesen, da man es versäumte, Lamarcks Gedanken über die evolutionären Veränderungen an sich und seine Bemühungen um die Erklärung der dafür verantwortlichen physiologischen und genetischen Mechanismen voneinander zu trennen. In der nun folgenden Darstellung soll der Versuch gemacht werden, diese zwei Aspekte der Lamarckschen Evolutionstheorie sorgfältig auseinanderzuhalten.

Darüber hinaus soll auch in entschiedener Weise versucht werden, Lamarck im Zusammenhang des intellektuellen Milieus seiner Zeit zu interpretieren. Kaum ein anderer Autor hat in der Vergangenheit so viel unter whiggischer Geschichtsschreibung gelitten wie Lamarck (siehe Kap. 1). Gewiß gehört er zu den Figuren in der Geschichte der Biologie, die am schwierigsten zu erörtern sind. Daher gibt es wahrscheinlich mehr verschiedene Interpretationen, ja de facto sogar Beschreibungen von Lamarcks Denkweise,

als dies für jede andere Figur zutrifft. Selbst wenn man von den veralteten Berichten abieht, braucht man nur die kürzlich publizierten Darstellungen von Mayr, Hodge und Burkhardt zu vergleichen, um diesen Punkt ermessen zu können. Intellektuell war Lamarck aufs Tiefste Descartes, Newton, Leibniz und Buffon verpflichtet. Doch war er in seinem Denken auch ebenso eindeutig von seinem zoologischen Material beeinflußt, insbesondere von der Variation und Fossiliengeschichte der Mollusken. Hodge (1971 a, b) weist sehr richtig darauf hin, daß man Lamarck nicht im Sinne von Darwins Evolutionstheorie interpretieren kann und darf. Lamarck hatte keine Theorie über den Ursprung der Arten; ebensowenig zog er die Abstammung von einem gemeinsamen Vorfahren in Betracht. Höchst bemerkenswert für einen Naturforscher des frühen 19. Jahrhunderts, ließ er die geographische Verbreitung völlig außer acht und verzichtete damit auf Tatsachenmaterial, das später zu einer der überzeugendsten Quellen von Darwins Theorie der gemeinsamen Abstammung wurde.

Lamarcks neues Paradigma

Lamarck erklärt, seine neue Theorie sei nötig, um zwei wohlbekannte Erscheinungen in der Welt der Organismen zu erklären. Erstens die Tatsache, daß bei den Tieren eine Abstufung in der Organisation, vom unvollkommensten bis hin zum vollkommensten, festzustellen ist. Unter „zunehmender Perfektion“ verstand Lamarck die allmähliche Zunahme in „Tiersein“ von den einfachsten Tieren bis hin zu jenen mit der komplexesten Organisation, wobei der Mensch den Höhepunkt bildet. Er beurteilte Perfektion nicht im Sinne der Angepaßtheit an die Umwelt oder der Rolle, die ein Organismus im Haushalt der Natur spielt, sondern einfach als Komplexität. Die andere Erscheinung, die eine Erklärung verlangt, ist die erstaunliche Vielgestaltigkeit der Organismen, angesichts derer man das Empfinden hat, „daß alles, was sich die Vorstellungskraft nur ausdenken kann, tatsächlich entstanden ist“. Wie es scheint, bezieht er sich auf das Prinzip der Lückenlosigkeit von Leibniz.

Noch eine weitere Zutat fügte Lamarck hinzu: die tatsächliche Transformation der Arten in einer phyletischen Linie. „Nach vielen aufeinander folgenden Generationen sind diese Individuen, die ursprünglich einer anderen Art angehörten, in eine neue, von der ersten verschiedenen Art umgewandelt“ (1809, S. 38–39)*. Überall in seinen Abhandlungen wiederholt Lamarck, daß der evolutive Wandel langsam und allmählich vor sich gehe: „Die Natur hat bei den belebten Körpern alles nach und nach und eins nach dem andern hervorgebracht; daran zu zweifeln ist nicht mehr möglich“ (S. 11). In einer Erörterung von ursprünglich im Wasser lebenden Tieren bemerkt er: „Nachdem nun die Natur die Wassertiere aller Stufen hervorgebracht ... hatte, brachte sie einen Teil derselben dazu, in der Luft, und zwar zuerst am Rande der Gewässer ... zu leben“ (S. 70).

„Da diese Veränderungen nur mit ungeheurer Langsamkeit, für uns mithin unmerkbar vor sich gehen, so scheinen die Verhältnisse und Anordnungen der Teile für den Beobachter ... immer gleichzubleiben“ (S. 30). „So muß man einsehen, daß jeder Organismus unmerklich ein wenig abändern muß, besonders in seiner Gestalt und in

* Zitiert nach *Zoologische Philosophie*. Leipzig: Alfred Kröner Verlag 1909. Die Seitenangaben beziehen sich allerdings auf die Originalausgabe

seinen äußeren Charakteren, obschon diese Abänderung erst nach beträchtlich langer Zeit bemerkbar wird“ (S. 45). Es bedurfte „ohne Zweifel einer enorm langen Zeit und einer beträchtlichen Veränderung in den aufeinanderfolgenden Verhältnissen, bis die Natur die Organisation der Tiere zu der Stufe der Verwicklung und Entwicklung bringen konnte, die wir bei den vollkommensten beobachten“ (S. 50). Dies ist jedoch keine Schwierigkeit, da „man weiß, daß die Zeit für sie [die Natur] keine Grenzen hat, und daß sie ihr folglich immer zur Verfügung steht“ (S. 114).

Zahlreiche Lamarck-Forscher haben sich gefragt, welche neuen Beobachtungen oder neuen Einsichten Lamarck dazu veranlaßt haben konnten, sich im Jahre 1800 diesen neuen Blickpunkt zu eigen zu machen. Was geschehen ist (Burkhardt, 1977), war anscheinend folgendes: Gegen Ende der neunziger Jahre des 18. Jahrhunderts übernahm Lamarck nach dem Tode seines Freundes Bruguière die Molluskensammlung des Pariser Museums. Als er sich an die Erforschung dieser Sammlungen machte, die sowohl fossile als auch rezente Mollusken enthielten, entdeckte er, daß es für viele der lebenden Arten von Miesmuscheln und anderen Meeresmollusken analoge Stücke unter den versteinerten Arten gab. Ja, in vielen Fällen war es sogar möglich, die Fossilien der älteren und jüngeren Tertiärschichten in einer chronologischen Reihe anzuordnen, an deren Ende eine rezente Art stand. In einigen Fällen, in denen das Fundmaterial vollständig genug war, gelang es sogar, praktisch ununterbrochene phyletische Linien aufzustellen. In anderen Fällen zeigte sich, daß die rezente Art bis weit in die Tertiärschichten zurückreichte. Die Schlußfolgerung war unausweichlich: Viele phyletische Linien hatten im Verlauf der Zeit einen langsamen und allmählichen Wandel durchgemacht. Wahrscheinlich war keine andere Tiergruppe so geeignet wie die Meeresmollusken, den Forscher zu einer solchen Schlußfolgerung zu führen. Cuvier, der zur gleichen Zeit fossile Säugetiere studierte, die im Durchschnitt eine sehr viel raschere Evolution aufweisen als Meeresmollusken, kam zu dem Ergebnis, daß keiner der fossilen Elefanten oder anderen fossilen Typen ein lebendes Analogon besaß, und schloß daraus, daß die älteren Arten ausgestorben und durch völlig neue Arten ersetzt worden seien. Für Lamarck war die Tatsache, daß er Abstammungslinien erkannte, von besonderer Bedeutung, brachte sie ihm doch die Lösung für ein Problem, das ihn offensichtlich lange Zeit hindurch beunruhigt hatte: das Problem des Aussterbens.

Ausgestorbene Arten

Seit man sich intensiver mit dem Studium der Fossilien befaßte, war deutlich geworden, daß viele fossile Arten den lebenden Arten ganz unähnlich sind. Ein auffallendes Beispiel sind die in vielen Ablagerungen aus dem Mesozoikum so reichlich vorkommenden Ammoniten. Die Frage wurde brennender, als man im 18. Jahrhundert fossile Säugetiere entdeckte, etwa die Mastodonten in Nordamerika und Mammuts in Sibirien. Schließlich beschrieb Cuvier ganze Faunen fossiler Säugetiere aus mehreren Horizonten des Pariser Beckens. Die nüchtern denkenden Naturforscher und Fossilienforscher akzeptierten schließlich die Tatsache, daß die Erde in früheren Zeiten von Geschöpfen bewohnt gewesen war, die inzwischen ausgestorben waren, wenn auch nicht alle zur gleichen Zeit. Blumenbach zum Beispiel erkannte eine ältere Periode, in der Tiere, hauptsächlich marine Organismen wie Muscheln, Ammoniten und Terebratulae ausgestorben waren, und eine neuere Periode, in der Lebewesen ausgelöscht wurden, die überlebende Verwandte besitzen, wie Höhlenbär und Mammut. Herder hatte bereits von

zahlreichen Erdumwälzungen gesprochen, und andere Autoren von Katastrophen, die alle dazu führten, daß Organismen vernichtet wurden. Für andere Naturforscher war die Vorstellung des Aussterbens aus verschiedenen ideologischen Gründen unannehmbar. Für die Naturtheologen war sie ebenso undenkbar wie für die Anhänger Newtons, für die alles im Universum durch Gesetze geregelt war. Außerdem verstieß sie gegen das Prinzip der Lückenlosigkeit, da die Ausmerzung einer Art eine Lücke in der Fülle der Natur hinterlassen würde. Schließlich stand sie noch im Widerspruch zu den Vorstellungen von einem Gleichgewicht der Natur, denen zufolge es keine Ursachen für das Auftreten von Aussterben geben würde (Lovejoy, 1936, bes. S. 243, 256).

Während des ganzen 18. Jahrhunderts war die Ansicht weit verbreitet, das Aussterben sei mit der Allmacht und Güte Gottes unvereinbar. In einer Erörterung über Fossilien bemerkte John Ray 1703: „Es würde daraus folgen, daß viele Arten von Schalentieren aus der Welt verloren gegangen sind, was die Philosophen bisher nicht zugeben bereit waren, da sie meinen, die Zerstörung einer beliebigen Art bedeute ein Zerstückeln des Universums und mache es unvollkommen; dagegen meinen sie, die Göttliche Vorsehung sei besonders darum besorgt, die Werke der Schöpfung zu sichern und zu bewahren“ (*Physico-Theological Discourses*, 3. Aufl., 1713, S. 149).

Die Philosophen zur Zeit der Aufklärung und in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts waren in ihrer Mehrheit Deisten. Ihrem Gott war es nicht gestattet, in den Lauf der Welt einzugreifen, nachdem er sie einmal geschaffen hatte. Jedes derartige Eingreifen wäre ein Wunder, und welcher Philosoph konnte es sich leisten, für Wunder einzutreten, nach dem, was Hume und Voltaire über sie gesagt hatten? Damit gerieten die Philosophen in ein peinliches Dilemma. Entweder mußten sie leugnen, daß es überhaupt Aussterben gab (und das war es, im großen und ganzen, was Lamarck tat) oder ansonsten mußten sie postulieren, daß zum Zeitpunkt der ursprünglichen Schöpfung ein Gesetz verfügt worden sei, das für das ständige Verschwinden alter und Auftreten neuer Arten im Ablauf der geologischen Zeit verantwortlich war. Wie aber konnte ein solches Gesetz („für die Einführung neuer Arten“) Anwendung finden, ohne daß ein „besonderer Schöpfungsakt“ eintrat? Dies war der (niemals ganz deutlich ausgesprochene) Einwand Darwins gegen Lyell, der ein solches Gesetz postulierte. Doch kehren wir zu den Bemühungen zurück, das Aussterben „hinwegzuerklären“.

Im Verlauf des 17. und 18. Jahrhunderts wurden vier Erklärungen für dieses Verschwinden fossiler Arten vorgeschlagen; bei keiner von ihnen ging es um „natürliches Aussterben“.

Eine Erklärung bestand darin, die ausgestorbenen Tiere seien von Noahs Sintflut oder sonst irgendeiner anderen großen Katastrophe getötet worden. Diese Erklärung, die sich in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts großer Beliebtheit erfreute, war mit Lamarcks These der allmählichen Veränderung unvereinbar. Da es sich außerdem bei so vielen „verlorengegangenen Arten“ um Wassertiere handelte, schien eine Vernichtung durch die Sintflut ganz und gar unvernünftig.

Eine zweite Erklärung ging dahin, daß angeblich ausgestorbene Arten sehr wohl in noch unerforschten Teilen des Erdballs überlebt haben könnten: „Es gibt noch so viele Teile der Erdoberfläche, wohin wir noch nicht gelangt sind, so viele, welche beobachtungsfähige Menschen nur flüchtig besucht haben, und noch andere, bei welchen es, wie bei den verschiedenen Teilen des Meeresgrundes, uns wenig möglich ist, die sich dort aufhaltenden Tiere wahrzunehmen; diese Orte könnten wohl die Arten, die wir nicht kennen, verbergen“ (Lamarck, 1809, S. 44).

Schließlich wurde das Aussterben von einigen mit der Tätigkeit des Menschen erklärt. Diese Erklärung wurde insbesondere für die großen Säugetiere wie Mammut und Mastodon vorgebracht.

Diese drei Erklärungen ließen immer noch viele, wenn nicht die meisten Fragen um das Aussterben unbeantwortet. Die Entdeckung fossiler Arten, die noch lebenden Arten glichen, lieferte Lamarck daher die seit langem gesuchte Lösung eines großen Rätsels. „Wäre es nicht möglich, daß die versteinerten Individuen, um die es sich handelt, noch lebenden Arten angehören, die sich indessen seither verändert und die Entstehung der gegenwärtig noch lebenden Arten veranlaßt haben?“ (1809, S. 45). Mit anderen Worten: Aussterben ist lediglich ein Scheinproblem. Die Ganzheit der Natur ist nirgends unterbrochen, die seltsamen Arten, die wir nur als Fossilien vorfinden, existieren immer noch, haben sich aber derart stark verändert, daß sie nicht mehr erkennbar sind, es sei denn, wir verfügen über kontinuierliche Fossilienhorizonte und, wie wir heute sagen würden, die Evolutionsrate war außerordentlich langsam. Evolutiver Wandel war also die Lösung für das Problem des Aussterbens. Darüber hinaus bot das Studium der Evolution eine weitere Möglichkeit, die Harmonie der Natur und die Weisheit des Schöpfers zu demonstrieren.

Als Lamarck diese Schlußfolgerungen zog, merkte er sofort, daß diese Erklärung noch aus einem anderen Grund eminent logisch war. Die Erde hat sich während der ungeheuer langen Zeit, in der sie existiert, fortwährend verändert. Da sich eine Art in vollkommener Harmonie mit ihrer Umgebung befinden muß und da sich diese Umgebung unaufhörlich ändert, muß eine Art, wenn sie in harmonischer Ausgewogenheit mit ihrer Umgebung bleiben will, ebenfalls einen ständigen Wandel durchmachen. Täte sie das nicht, liefe sie Gefahr, auszusterben. Mit der Einführung des Zeitfaktors hatte Lamarck die Achillesferse der Naturtheologie entdeckt. Es wäre möglich, daß ein Schöpfer in einer statischen Welt von kurzer Dauer einen perfekten Organismus entwürfe. Wie aber hätten die Arten in vollkommener Weise an ihre Umgebung angepaßt bleiben können, wenn sich diese in beständigem und manchmal recht drastischem Wandel befand? Wie hätte der Bauplan alle Klimaänderungen, alle Umgestaltungen der physischen Struktur der Erdoberfläche und alle wechselnden Zusammensetzungen von Ökosystemen (Räuber und Konkurrenten) voraussehen können, wenn die Erde Hunderte von Millionen Jahre alt war? Unter diesen Umständen können Anpassungen nur erhalten bleiben, wenn sich die Organismen ständig an die neuen Bedingungen anpassen, d. h. wenn sie evolvieren. Gewiß, als gute Naturbeobachter hatten die Naturtheologen die Bedeutung der Umwelt und der Adaptationen der Lebewesen an diese klar erkannt, doch hatten sie es versäumt, den Zeitfaktor in Betracht zu ziehen. Lamarck war der erste, der die entscheidende Bedeutung dieses Faktors erkannte.

Eine starke Unterstützung seiner neuen Evolutionslehre fand Lamarck in seinen geologischen Studien (Lamarck, 1802a). Wie alle Leibnizianer war er Uniformitarianer, was in der Tat auf die meisten Naturforscher im 18. Jahrhundert zutraf. Er postulierte ein hohes Erdalter und stellte sich, ebenso wie Buffon, vor, daß im Verlauf dieser ungeheuren Zeiträume Veränderungen stattgefunden hatten. Die Dinge waren in einem ständigen Wandel begriffen, aber dieser Wandel war ungeheuer langsam. Dieses Bild einer sich ganz allmählich verändernden Welt paßte außerordentlich gut zu einer evolutionistischen Interpretation. Doch stand es diametral im Gegensatz zu der in einem Fließgleichgewicht befindlichen Welt Huttons, die keinerlei gerichteten Wandel enthielt und daher evolutionistischen Erklärungen ablehnend gegenüberstand.

Noch weniger vereinbar war der Evolutionismus natürlich mit dem essentialistischen Denken, das heißt mit dem Glauben an unveränderliche, diskontinuierliche Typen. Für einen Essentialisten waren Veränderungen in der Erdfauna nur mit katastrophenartigem Aussterben und Neuschöpfungen erklärbar. Diese Sicht kommt in den Schriften Cuviers und seiner Anhänger zum Ausdruck. Lamarck war bedingungslos gegen jede Form von Katastrophentheorie; dies geht aus seinen zoologischen Schriften wie auch aus seiner *Hydrogéologie* (1802 a, S. 103) unzweifelhaft hervor.

Zwar hatte diese neue Transmutationstheorie mehrere Probleme gelöst, doch stand sie immer noch vor fürchterlichen Rätseln. Wäre Lamarck ein unkritischer Anhänger von Bonnets Stufenleiter der Vervollkommnung mit ihrem allmählichen, ununterbrochenen Übergang von unbelebter Materie bis hin zum vollkommensten Lebewesen gewesen, so hätte er nichts anderes zu tun brauchen, als sein Prinzip vom Übergang der Arten auf die *scala naturae* anzuwenden. Doch Lamarck war keineswegs ein rigoroser Anhänger Bonnets, so sehr er auch von einer abgestuften Reihe der Perfektion überzeugt war [2]. Sogar in seinen relativ frühen Schriften betonte er, es gäbe keinen Übergang von der unbelebten Natur zu den Lebewesen. Und obgleich er, der Vater des Begriffes Biologie, ein überzeugter Verfechter der grundlegenden Einheit von Tieren und Pflanzen war, lehnte er dennoch nachdrücklich jeden allmählichen Übergang zwischen den beiden Reichen ab.

Doch der Unterschied zwischen Lamarck und Bonnet ging sogar noch tiefer. Die vergleichende anatomische Forschung am Pariser Museum, insbesondere in den neunziger Jahren des 18. Jahrhunderts, hatte immer mehr Diskontinuitäten zwischen den verschiedenen morphologischen Typen, den Wirbeltieren, Mollusken, Spinnen, Insekten, Würmern, Quallen, Infusorien und so weiter, ergeben. Im Gegensatz zu der von Bonnet vertretenen Ansicht bilden sie keine abgestufte Reihenfolge von Arten. „Eine solche Anordnung gibt es nicht, vielmehr spreche ich von einer nahezu abgestuften Reihenfolge der Hauptgruppen [*masses*], etwa der großen Familien; man kann mit Recht behaupten, daß diese Reihe im Pflanzen- wie auch im Tierreich besteht, daß sie aber, wenn man die Gattungen und insbesondere die Arten betrachtet, an vielen Stellen seitliche Verzweigungen bildet, deren Enden wirklich isolierte Punkte darstellen“ (*Discours XIII*, S. 29). Das Bild einer geradlinigen Kette wird in Lamarcks Schriften fortschreitend durch das eines sich verzweigenden Baumes ersetzt. 1809 erkannte er zwei gänzlich getrennte Entwicklungslinien im Tierreich an, deren eine von den Infusorien zu Polypen und Strahlentieren verlief, während die andere, die die Mehrheit der Tiere enthielt, von den durch Urzeugung entstandenen Würmern ausgehend anstieg. Um das Jahr 1815 erkannte Lamarck eine sogar noch größere Zahl unabhängiger Stammeslinien an.

Der Verzweigungsprozeß war in Lamarcks Augen ein Anpassungsprozeß und nicht, wie es Darwin und spätere Evolutionisten verfochten, in erster Linie ein Vorgang zur Hervorbringung der Vielgestaltigkeit der Arten. Denn die Formenvielfalt des organischen Lebens war für alle, die nicht mehr an eine geplante und geschaffene Welt glaubten, zu einem quälenden wissenschaftlichen Problem geworden. Als Erklärung für den Ursprung neuer phyletischer Linien schien es nur zwei vorstellbare Möglichkeiten zu geben, spezielle Schöpfungsakte oder Urzeugung (Farley, 1977). Damit „Lebewesen wirklich Erzeugnisse der Natur sein können, muß die Natur die Fähigkeit gehabt haben und noch haben, einige von ihnen direkt zu erzeugen“, sagte Lamarck (1802 b, S. 103). Doch Lamarck kannte die Forschungsarbeiten von Redi und Spallanzani und verneinte (im Gegensatz zu Maupertuis, La Mettrie und Diderot) die Möglichkeit, daß sich organische

Moleküle, selbst unter Bedingungen größerer Wärme in vergangenen Erdzeitaltern, zu komplexen Tieren wie Elefanten zusammenfinden könnten. „Einzig und allein unter den Infusorien scheinen Urzeugungen stattzufinden, die sich unaufhörlich, jedesmal wenn die Verhältnisse günstig sind, erneuern. Wir werden zu zeigen versuchen, daß die Natur durch sie die Mittel erworben hat, auf vielen Umwegen, nach Ablauf ungeheurer Zeiten, alle anderen Tierrassen hervorzubringen“ (1809, S. 66). Sobald erst einmal diese niederen Organismen entstanden sind, sorgen die bekannten Verfahren der Evolution für ihre weitere Entwicklung auf eine größere Vollkommenheit hin: „Die Natur [hat] in ihrem Gange – wie sie es noch heute tut – mit der Schöpfung der einfachsten Organismen begonnen ... und ... unmittelbar nur diese d. h. nur die ersten Anfänge der Organisation erzeugt, was man mit dem Namen Urzeugung bezeichnet“ (1809, S. 40). Allerdings akzeptierte Lamarck auch ohne zu zögern die Urzeugung von Eingeweidewürmern und nahm an, sie wären die Ausgangsbasis für die Evolution vieler höherer Organismen. Der Übergang von einem Typ von Organismen zu einem komplexeren wurde, so meinte er, durch den Erwerb einer neuen Fähigkeit erreicht, der wiederum durch den Erwerb einer neuen Struktur oder eines neuen Organs bedingt war (siehe unten).

War Lamarck der erste konsequente Evolutionist?

In einer Reihe von Büchern über die Geschichte der Biologie findet man lange Listen von „frühen Evolutionisten“ aufgeführt. Ja, H. F. Osborn füllt ein ganzes Buch, *From the Greeks to Darwin* (1894), mit Berichten über derartige Vorläufer Darwins. Wie wir in Kapitel 7 gesehen haben, gelingt es bei genauerer Analyse nicht, die Behauptung zahlreicher Vorläufer zu bestätigen, vertraten diese doch entweder „Ursprungs“theorien oder Theorien über die Entfaltung immanenter Möglichkeiten des Typus. Eine echte Evolutionstheorie muß eine allmähliche Umgestaltung einer Art in eine andere und zwar ad infinitum postulieren. Keinerlei Gedanken dieser Art finden sich in den Schriften von de Maillet, Robinet, Diderot und anderen, die angeblich Lamarck beeinflusst hatten. Mehrere von Lamarcks Vorgängern, zum Beispiel Maupertuis, hatten einen plötzlichen Ursprung neuer Arten postuliert. Linnaeus zeigte sich in seinen späteren Schriften stark beeindruckt von der Möglichkeit einer unbegrenzten Erzeugung neuer Arten durch Hybridisierung. Buffon hatte die mögliche Umgestaltung einer Art in eine nahe verwandte Art erwogen, sich aber nachdrücklich geweigert, dieselbe Schlußfolgerung auf eine mögliche Transformation ganzer Familien anzuwenden. Für alle diese sogenannten Vorläufer war die Natur im wesentlichen statisch. Lamarck ersetzte dieses statische Weltbild durch ein dynamisches, in dem nicht nur die Arten, sondern die gesamte Stufenleiter von Lebewesen und das gesamte Gleichgewicht der Natur beständig in Fluß waren.

Noch Buffon hatte die enorme Kluft zwischen den Tieren und dem Menschen betont. Lamarck schlägt entschlossen eine Brücke über diese Kluft, indem er den Menschen als Endprodukt der Evolution ansieht. In der Tat ist seine Beschreibung des Pfades, auf dem unser anthropoider Ahnherr zum Menschen wurde, verblüffend modern: „Wenn irgend eine Affenrasse, hauptsächlich die vollkommenste derselben, durch die Verhältnisse oder durch irgend eine andere Ursache gezwungen wurde, die Gewohnheit, auf den Bäumen zu klettern und die Zweige sowohl mit den Füßen als mit den Händen

zu erfassen, um sich daran aufzuhängen, aufzugeben, und wenn die Individuen dieser Rasse während einer langen Reihe von Generationen gezwungen waren, ihre Füße nur zum Gehen zu gebrauchen und aufhörten, die Füße ebenso zu brauchen wie die Hände, so ist es nach den im vorigen Kapitel angeführten Bemerkungen nicht zweifelhaft, daß die Vierhänder schließlich zu Zweihändern umgebildet wurden, und daß die Daumen ihrer Füße, da diese Füße nur noch zum Gehen dienten, den Fingern nicht mehr opponiert werden konnten ...“. Und sie würden sich anstrengen, aufrecht zu stehen, „bewogen durch das Bedürfnis, ... weit und breit um sich zu sehen“ (1809, S. 88). Lamarck trug hier seine Ansicht über den Ursprung des Menschen mit weitaus mehr Mut vor, als Darwin dies fünfzig Jahre später in seinem *Origin* tun sollte. Der Mensch stellt „hinsichtlich seiner Organisation doch nur den Typus der höchsten Vollkommenheit dar, welche die Natur erreichen konnte. Je näher also eine tierische Organisation der seinigen steht, desto vollkommener ist sie“ (1809, S. 45). Da die Evolution ein fortwährender Prozeß ist, wird sich auch der Mensch weiter entwickeln, so daß „endlich zwischen dieser hervorragenden Rasse und den vollkommensten Tieren ein Unterschied und gewissermaßen ein beträchtlicher Abstand entstanden sein muß, weil dieselbe eine absolute Oberherrschaft über alle anderen erlangt hat“ (1809, S. 89). Obgleich der Mensch inzwischen gewisse Merkmale erworben hat, die bei keinem Tier zu finden sind, oder zumindest nicht in ähnlicher Perfektion, hat er nichtsdestoweniger die meisten seiner physiologischen Merkmale mit den Tieren gemein. Diese Merkmale lassen sich sehr oft leichter an Tieren als am Menschen erforschen, man sollte sich daher „bemühen ...“, die Organisation der anderen Tiere kennen zu lernen“ (1809, S. 7), um den Menschen voll und ganz verstehen zu können. Aristoteles hatte seine Studien der Naturgeschichte der Tiere mit demselben Argument gerechtfertigt.

Lamarcks Mechanismen des evolutiven Wandels

Lamarck erkannte zwei verschiedene Ursachen als für den evolutiven Wandel verantwortlich an. Als erstes eine Fähigkeit zum Erwerb immer größerer Komplexität (Perfektion). „Die Natur hat alle Tierarten nacheinander hervorgebracht. Sie hat mit den unvollkommensten oder einfachsten begonnen und mit den vollkommensten aufgehört. Sie hat ihre Organisation graduell entwickelt“ (1809, S. 83). Die Ursache dieses Trends zu immer größerer Komplexität liegt in „Mächten, die von dem ‚erhabenen Urheber aller Dinge‘ verliehen worden sind“ (1809, S. 60, 130). „Konnte seine unendliche Macht nicht eine Ordnung der Dinge schaffen, die nacheinander alles, was wir sehen können, sowie alles andere, das existiert, das wir aber nicht sehen können, ins Dasein rief?“ Oder, wie er es 1815 ausdrückte, die Natur „gibt dem Leben der Tiere die Macht fortschreitend komplizierterer Organisation“. Es gibt keinen Zweifel, daß Lamarck die Fähigkeit, fortschreitend komplexere Organisationsformen anzunehmen, für ein dem Tierleben innewohnendes Potential hielt. Es war ein Naturgesetz, das keiner besonderen Erklärung bedurfte.

Die zweite Ursache für den evolutiven Wandel war eine Fähigkeit, auf spezielle Bedingungen in der Umwelt zu reagieren. Wenn der innere Trieb zur Perfektion die einzige Ursache der Evolution wäre, sagt Lamarck, so fände man eine einzige, schnurgerade, lineare Stufenfolge in Richtung auf die Vollkommenheit vor. Stattdessen entdecken wir in der Natur jedoch besondere Anpassungen aller Art bei Arten und Gattungen. Dies, so

Lamarck, ist der Tatsache zu verdanken, daß sich die Tiere stets in völliger Harmonie mit ihrer Umwelt befinden müssen, und es ist das Verhalten der Tiere, wodurch diese Harmonie, wenn sie gestört worden ist, wiederhergestellt wird. Die Notwendigkeit, auf besondere Umstände in der Umwelt zu reagieren, löst demnach die folgende Kette von Ereignissen aus:

1. jede erhebliche und fortgesetzte Veränderung in den Umständen einer Tierrasse hat eine wirkliche Veränderung ihrer Bedürfnisse („besoins“) zur Folge;
2. jede Veränderung in den Bedürfnissen der Tiere macht eine Anpassung ihres Verhaltens (andere Handlungen) erforderlich, damit die neuen Bedürfnisse befriedigt werden, und somit andere Gewohnheiten;
3. jedes neue Bedürfnis, das zu seiner Befriedigung neue Handlungen erfordert, führt dazu, daß das Tier entweder einige Körperteile häufiger gebraucht als zuvor, wodurch diese erheblich entwickelt und vergrößert werden, oder aber daß es neue Körperteile gebraucht, die diese Bedürfnisse „durch ihre Triebhaftigkeit unbemerkt in ihnen erzeugen“ („par des efforts de sentiments intérieures“).

Lamarck war weder Vitalist noch Teleologe. Selbst der Trend zu „fortschreitend komplexerer oder perfekterer Organisation“ war nicht durch irgendein mysteriöses orthogenetisches Prinzip bedingt, sondern das zufällige Nebenprodukt des Verhaltens und der Verrichtungen, die zur Befriedigung neu entstandener Bedürfnisse nötig waren. Somit waren zunehmende Vollkommenheit und die Reaktion auf neue Anforderungen der Umgebung lediglich zwei Seiten ein und derselben Medaille.

Der entscheidende Unterschied zwischen den Evolutionsmechanismen Darwins und Lamarcks liegt darin, daß für Lamarck die Umwelt und ihre Veränderungen an erster Stelle standen. Sie waren es, die in den Organismen Bedürfnisse und Verrichtungen hervorriefen, und diese waren ihrerseits die Ursache der adaptiven Variation. Für Darwin dagegen war zuerst die zufällige Variation da, und die ordnende Tätigkeit der Umwelt („natürliche Auslese“) kam später. Somit wurde die Variation nicht, weder direkt noch indirekt, von der Umwelt verursacht.

Um eine rein mechanistische Erklärung der evolutiven Veränderung zu liefern, entwickelte Lamarck eine ausgeklügelte physiologische Theorie, die sich auf die Ideen von Cabanis und anderer Physiologen des 18. Jahrhunderts stützte und die Einwirkung äußerer Reize sowie die Bewegung „feiner Flüssigkeiten“ (subtile fluids) im Körper heranzog, wie sie durch die Anstrengung, den neuen Bedürfnissen zu genügen, hervorgerufen wurden. Letzten Endes waren diese physiologischen Erklärungen kartesianische Mechanismen und natürlich gänzlich ungeeignet.

Relativ wenige von Lamarcks Vorstellungen waren völlig neu, doch ordnete er diese Ideen in neue kausale Abfolgen und wandte sie auf die Evolution an. Allerdings hat sich bisher niemand bemüht, diesen Vorstellungen bis zu ihren ursprünglichen Quellen nachzuspüren. Eins der Schlüsselemente in Lamarcks Theorie, die Behauptung, die Anstrengungen zur Befriedigung von Bedürfnissen spielten bei der Abänderung eines Individuums eine wichtige Rolle, läßt sich bis zu Condillac und Diderot zurückverfolgen. Verhalten, das durch Bedürfnisse verursacht ist, stellt einen Schlüsselfaktor in Condillacs Erklärung des tierischen Verhaltens dar (1755); und Diderot sagte in seinem (1769 geschriebenen) *Le rêve de D'Alembert* ganz einfach: „Die Organe produzieren die Bedürfnisse, und umgekehrt bringen die Bedürfnisse die Organe hervor“ (S. 180). Mehr als das brauchte Lamarck nicht, um den Aufstieg von einem Typ von Organismen zu einem

vollkommenen zu erklären. Er hielt diesen Mechanismus für so einflußreich, daß er meinte, er könne sogar neue Organe schaffen: „Neu aufgetretene Bedürfnisse, die eine Notwendigkeit für ein Organ hervorrufen, führen als Resultat der gemachten Anstrengungen tatsächlich zur Existenz jenes Körperteils“.

Zwar mag es so aussehen, als seien die höheren Taxa durch große Lücken voneinander getrennt, das ist aber nur scheinbar so, da „die Natur . . . ohne einen Sprung zu machen, von einem System zu einem anderen übergeht“. Bei der Erörterung der zehn von ihm anerkannten Klassen von Wirbellosen (1809, S. 66) bestand Lamarck dogmatisch darauf, daß „in der Nähe der Grenzen, auf halbem Wege zwischen zwei Klassen, Rassen existieren können, ja müssen“. Wenn wir diese postulierten Zwischenglieder nicht finden können, so kommt das daher, daß sie noch nicht entdeckt worden sind, entweder weil sie in einem entfernten Teil der Welt leben oder als „Folge der Lückenhaftigkeit unserer Kenntnis der lebenden oder ausgestorbenen Tiere“ (1809, S. 13). Mit seinem Hinweis auf „ausgestorbene Tiere“ und der Aussage, „daß die lebenden Tiere eine . . . verzweigte, unregelmäßig abgestufte Reihe bilden“ (1809, S. 22), scheint Lamarck der Vorstellung der gemeinsamen Abstammung sehr nahe gekommen zu sein, doch entwickelte er sie nie. Er war es zufrieden, daß er einen Mechanismus gefunden zu haben glaubte, mit dem er das Überbrücken der Lücke zwischen den höheren Taxa erklären konnte.

Der Gedanke, daß ein Organ durch Gebrauch gestärkt und durch Nichtgebrauch geschwächt wird, war natürlich alt; Lamarck gab ihm lediglich eine seiner Ansicht nach strengere physiologische Auslegung. Dennoch sah er in dieser Vorstellung einen der Ecksteine seiner Theorie und definierte sie als sein „Erstes Gesetz“: „Bei jedem Tier, welches den Höhepunkt seiner Entwicklung noch nicht überschritten hat, stärkt der häufigere und dauernde Gebrauch eines Organs dasselbe allmählich, entwickelt, vergrößert und kräftigt es proportional der Dauer dieses Gebrauchs; der konstante Nichtgebrauch eines Organs macht dasselbe unmerkbar schwächer, verschlechtert es, vermindert fortschreitend seine Fähigkeiten und läßt es endlich verschwinden“ (1809, S. 73). Dieses Prinzip des Gebrauchs oder Nichtgebrauchs ist im Volksmund natürlich immer noch weitverbreitet und spielte, wie wir später sehen werden, sogar eine gewisse Rolle in Darwins Denken.

Das zweite Hilfsprinzip der evolutiven Anpassung ist die Überzeugung, daß erworbene Merkmale vererbt werden. Lamarck formuliert dies in seinem „Zweiten Gesetz“ folgendermaßen: „Alles, was die Individuen durch den Einfluß der Verhältnisse, denen ihre Rasse lange Zeit hindurch ausgesetzt ist, und folglich durch den Einfluß des vorherrschenden Gebrauchs oder konstanten Nichtgebrauchs eines Organs erwerben oder verlieren, wird durch die Fortpflanzung auf die Nachkommen vererbt, vorausgesetzt, daß die erworbenen Veränderungen beiden Geschlechtern oder den Erzeugern dieser Individuen gemein sind“ (1909, S. 73).

Lamarck gibt nirgendwo an, durch welchen Mechanismus (Pangenesi?) die Vererbung der neu erworbenen Merkmale vor sich geht. Wie Zirkle (1946) gezeigt hat, war diese Vorstellung vom Altertum bis ins 19. Jahrhundert hinein derart weit verbreitet, daß für Lamarck keine Notwendigkeit bestanden hat, sich darüber auszulassen. Er stellte diesen Grundsatz lediglich in den Dienst der Evolution. Als der Lamarckismus gegen Ende des 19. Jahrhunderts wiederauflebte, nahmen die meisten, die Lamarck niemals im Original gelesen hatten, kurioserweise an, Lamarckismus bedeute lediglich den Glauben an die Vererbung erworbener Merkmale. Somit erhielt Lamarck sowohl Anerkennung

als auch Tadel für ein Konzept, das er angeblich begründet hatte, das jedoch zu seiner Zeit allgemein vertreten wurde.

Bevor wir diese Erörterung von Lamarcks Paradigma wieder verlassen, möchte ich darauf aufmerksam machen, daß zwei Vorstellungen, die man Lamarck häufig zuschreibt, in ihm nicht enthalten waren. Die erste ist eine direkte Erzeugung neuer Merkmale durch die Umwelt. Lamarck selbst lehnte diese Auslegung mit den Worten ab: „Es wird hier nötig, mich über den Sinn zu erklären, den ich mit den Ausdrücken verbinde: *Die Umwelt wirkt auf die Gestalt und auf die Organisation der Tiere ein*, d.h. sie verändern mit der Zeit, wenn sie sehr verschieden werden, durch entsprechende Modifikationen sowohl diese Gestalt als auch sogar die Organisation.

Wenn man diese Feststellung buchstäblich nehmen wollte, so würde man mich sicherlich eines Irrtums zeihen; denn welcher Art auch die Umwelt sein mag, direkt bewirkt sie in der Organisation der Tiere durchaus keine Abänderung“ (1809, S. 69). Selbst „bei den Pflanzen, wo keine Tätigkeiten und folglich keine *eigentlichen Gewohnheiten* vorhanden sind, führen nichtsdestoweniger große Veränderungen der Verhältnisse große Unterschiede in der Entwicklung ihrer Teile herbei, so daß einige derselben entstehen und sich entwickeln, während andere schwächer werden und verschwinden. Aber hier geschieht alles durch die Veränderungen in der Ernährung der Pflanze, in ihrer Absorption und Transpiration, in der Menge der Wärme, des Lichtes, der Luft und der Feuchtigkeit, die sie dann für gewöhnlich erhält, und endlich in der Überlegenheit, welche gewisse Lebensbewegungen über die anderen erlangen können“ (1809, S. 70). Mit anderen Worten, die Veränderungen in der Struktur werden von den inneren Tätigkeiten der Pflanzen in Verbindung mit ihrer Reaktion auf die Umwelt hervorgebracht, wie bei einer Pflanze, die zum Licht hin wächst.

Die zweite Überzeugung, die man irrtümlicherweise Lamarck zuschreibt, hat mit dem Effekt des Willens zu tun. Lamarcks Leser haben ihm fast immer eine Theorie der Willenskraft zugeschrieben. So spricht beispielsweise Darwin von „Lamarck'schem Unsinn ... der Anpassungen in Folge des langsam wirkenden Willens der Tiere“ (Brief vom 11. Januar 1844 an J. D. Hooker). Zum Teil ist das Mißverständnis durch die schlechte Übersetzung des Wortes *besoin* mit „Wille“ statt „Bedürfnis“ hervorgerufen worden wie auch dadurch, daß man Lamarcks sorgfältig entwickelter Kette der Kausalitäten – von Bedürfnissen über Anstrengungen, physiologische Reize, Anregung des Wachstums bis hin zur Produktion von Strukturen – keine Aufmerksamkeit schenkte. Lamarck war nicht so naiv, daß er dachte, Wunschdenken könne neue Strukturen hervorbringen. Für ein volles Verständnis seines Denkens muß man wissen, daß er kein Vitalist war, sondern ausschließlich mechanistische Erklärungen akzeptierte. Er war auch kein Dualist, in seinen Arbeiten gibt es nirgendwo einen Hinweis auf eine Dualität von Materie und Geist. Und schließlich war er auch kein Teleologe, denn er erkannte keinerlei von einem höheren Wesen vorherbestimmte Ausrichtung der Evolution auf ein Ziel hin an.

Eine ausführliche Analyse von Lamarcks erklärendem Modell zeigt, daß dieses bemerkenswert komplex war. Es bediente sich solch allgemein akzeptierter Vorstellungen wie der Wirkung von Gebrauch und Nichtgebrauch von Organen und der Vererbung erworbener Eigenschaften, es nahm für die einfachsten Organismen Urzeugung an, wie jeder jederzeit für die Erzeugung von Infusorien aus in Wasser eingeweichtem Heu zu zeigen imstande war (wobei er jedoch vollauf der Demonstration von Spallanzani und Redi zustimmte, daß Urzeugung für höhere Organismen unmöglich sei); außerdem griff Lamarck auf die physiologischen Ideen von Cabanis und anderen über die Wechselwir-

kung zwischen der Reizung feiner Flüssigkeiten aufgrund von Anstrengungen und den sich daraus ergebenden Effekten auf die Strukturen zurück. Für den Laien, der die Mehrheit der Glaubenssätze, aus denen es sich zusammensetzte, vertrat, war Lamarcks Paradigma in höchstem Maße überzeugend. Dies ist der Grund dafür, daß ein Teil der Lamarckschen Ideen fast hundert Jahre nach der Veröffentlichung von Darwins *The Origin of Species* immer noch in so weiten Kreisen vertreten wurde.

Der Unterschied zwischen den Theorien Lamarcks und Darwins

Lange Zeit hat es einen nutzlosen Streit darüber gegeben, ob nun Lamarck ein „Vorläufer“ Darwins gewesen sei oder nicht (Barthélemy-Madaule, 1979) [3]. Darwin selbst verneinte ausdrücklich, irgendeinen Nutzen von Lamarcks Buch gehabt zu haben, „das wahrer Blödsinn ist ... ich habe keine einzige Tatsache oder Idee daraus entnommen“. In einem etwas wohlwollenderen Moment stellte er jedoch fest: „Aber die Schlußfolgerungen, zu denen ich gelange, sind von seinen nicht weit entfernt; obgleich die Mittel und Wege des Wandels ganz und gar verschieden sind“ (Rousseau, 1969). Zur Erleichterung des Verständnisses von Darwins Theorie werden an dieser Stelle einige der Komponenten einer Evolutionstheorie angeführt:

Die Tatsache der Evolution als solche. Die einfache Frage hier lautet, ob die Welt statisch ist oder ob sie sich entwickelt. Sogar die Vertreter der These vom Entfalten immanenter Potentialitäten waren letzten Endes vom unveränderlichen Charakter der Essenzen überzeugt. Lamarcks Theorie stand in krassem Gegensatz zu diesen Theorien einer statischen oder in einem Fließgleichgewicht befindlichen Welt. Es besteht kein Zweifel, daß er Anerkennung dafür verdient, der erste gewesen zu sein, der eine konsequente Theorie eines echten evolutiven Wandels vertrat. Darüber hinaus postulierte er die allmähliche Evolution und gründete diese Theorie auf die Annahme des progressiven Uniformitarismus. In all diesen Aspekten war er eindeutig Darwins Vorläufer.

Die Evolutionsmechanismen. Hier hätten Lamarck und Darwin nicht stärker voneinander abweichen können. Die einzige (nicht ursprünglich von Lamarck stammende) gemeinsame Komponente war, daß sie beide (wenn auch Darwin in viel geringerem Maße) an den Effekt von Gebrauch und Nichtgebrauch (indirekte Vererbung) glaubten.

Ein vorrangiges Interesse entweder an der organischen Vielfalt oder an der Anpassung. Es besteht ein fundamentaler und selten genügend beachteter Unterschied unter den Evolutionisten, je nachdem, ob in ihren Interessen die organische Vielfalt (Artbildung) oder die Anpassung (phyletische Evolution) an oberster Stelle steht. Darwin kam durch das Problem der Vervielfältigung der Arten (wie er sie auf den Galápagosinseln vorfand!) zum Studium der Evolution. Somit galt, zumindest anfänglich, sein Hauptinteresse dem Ursprung der organismischen Vielgestaltigkeit. Evolution war Abstammung von gemeinsamen Vorfahren. Dies hat zur Folge, daß der Erforscher der Vielfalt die Evolution anders betrachtet als der Erforscher der phyletischen Evolution (Mayr, 1977b).

Veränderungen in der Zeit (vertikale Dimension) sind in den Augen eines Darwinisten gewöhnlich adaptiv. Lamarck hat niemals ausdrücklich ein Konzept der Anpassung formuliert, doch mußte die gesamte, von ihm postulierte Kausalkette der Evolution un-

ausweichlich zu Adaptation führen. Da die von ihm beschriebene evolutive Kraft nicht teleologischer Art, sondern materialistisch war, produzierte sie die Anpassung auf natürlichem Wege. Für den Darwinisten ist Anpassung das Resultat der natürlichen Auslese. Für Lamarck war die Anpassung das unvermeidliche Endprodukt der physiologischen Prozesse, die durch das Bedürfnis der Organismen, mit den Veränderungen in ihrer Umwelt fertigzuwerden, nötig wurden (kombiniert mit einer Vererbung erworbener Merkmale). Mir scheint kein anderer Name zur Bezeichnung seiner Evolutionstheorie möglich als adaptive Evolution. Der Erwerb neuer Organe und neuer Fähigkeiten war eindeutig ein Anpassungsvorgang. Übernahm man Lamarcks Prämissen, so war seine Theorie als Anpassungstheorie ebenso gerechtfertigt wie die Darwins. Leider erwiesen sich diese Prämissen jedoch als ungültig.

Lamarck im Rückblick

Als man Lamarck, nachdem er lange Zeit vernachlässigt worden war, nach 1859 wiederentdeckte, wandte man den Ausdruck „Lamarckismus“ gewöhnlich auf die Vorstellung der indirekten Vererbung an. Und je entschiedener diese Art der Vererbung widerlegt wurde, um so mehr wurde der Ausdruck „Lamarckismus“ zu einem Schmähwort. Die Folge davon war, daß man die Beiträge, die Lamarck als hervorragender Wirbellosenzoologe und Pionier der Systematik geleistet hatte, völlig übersah. Ebenso übersehen wurde seine wichtige Betonung von Verhalten, Umwelt und Adaptation – von Aspekten der Biologie also, die die Mehrheit der zeitgenössischen Zoologen und Botaniker, deren Taxonomie rein deskriptiv war, völlig vernachlässigte. Kein Autor vor Lamarck hatte so deutlich wie er die adaptive Natur eines Großteils der Struktur der Tiere erkannt, insbesondere bei den Merkmalen von Familien und Klassen. Mehr als alle anderen vor ihm machte Lamarck die Zeit zu einer der Dimensionen der Welt des Lebens.

Während der whiggischsten Periode der biologischen Geschichtsschreibung wurde Lamarck lediglich wegen seiner unrichtigen Vorstellungen erwähnt, wegen seines Glaubens an indirekte Vererbung, an angeborene Vervollkommnungsfähigkeit, und an Artbildung durch Urzeugung. Es ist an der Zeit, daß ihm für seine beachtlichen intellektuellen Leistungen Anerkennung gezollt wird: für seinen echten Evolutionismus, mit dem er selbst die komplexesten Organismen von Wimpertierchen oder wurmähnlichen Vorfahren ableitete; für seinen unermüdlichen Uniformitarianismus, seine Betonung des hohen Erdalters, seine Hervorhebung der Allmählichkeit der Evolution, seine Einsicht in die Bedeutung von Verhalten und Umwelt, sowie für seinen Mut, den Menschen in den evolutionen Strom mit einzubeziehen.

Welchen Einfluß Lamarck tatsächlich auf die anschließende Entwicklung des Evolutionsgedankens hatte, ist außerordentlich schwierig zu ermitteln (Kohlbrugge, 1914). In Frankreich wurde er fast völlig ignoriert, Grant in Edinburgh bewunderte ihn, und durch Lyells Kritik (die Chambers zum Evolutionisten machte!) wurde er in England weithin bekannt; weitaus am meisten wurde er aber allem Anschein nach in Deutschland gelesen. Meckel zitierte ihn und benutzte ihn ausgiebig, und ebenso Haeckel, obgleich dieser gleichzeitig die natürliche Auslese anerkannte. All dies trug dazu bei, daß sich die Evolutionslehre durchsetzte. Schließlich jedoch wurde diese Popularität der Lamarckschen Gedanken zu einem Hindernis. Sie ist mit dafür verantwortlich, daß sich die allgemeine Annahme des Darwinschen erklärenden Modells und der Konstanz des Erbguts nach 1859 noch um etwa ein dreiviertel Jahrhundert hinzog.

Von Lamarck zu Darwin

Lamarcks *Philosophie zoologique* (1809) bedeutet den ersten Durchbruch des Evolutionismus. Doch bedurfte es noch weiterer fünfzig Jahre, bis sich die Theorie der Evolution allgemein durchsetzte. Man kann daraus nur schließen, daß das auf Schöpfungsglaube und Essentialismus beruhende Weltbild des 17. und 18. Jahrhunderts zu mächtig war, um Lamarcks phantasiereichen, aber wenig begründeten Ideen zu weichen. Dennoch ist eine Grunddünung evolutiver Vorstellungen nicht zu übersehen. Die allmähliche Vermehrung des fossilen Materials, die Resultate der vergleichenden Anatomie, das Entstehen der wissenschaftlichen Biogeographie und viele andere Entwicklungen in der Biologie trugen dazu bei, daß man dem Evolutionsdenken immer aufgeschlossener gegenüberstand. Doch bedeutete dies nicht, daß Lamarcks im 18. Jahrhundert wurzelnden, erklärenden Theorien dadurch akzeptabler wurden.

Man muß also einen deutlichen Unterschied machen zwischen dem Akzeptieren des Evolutionsgedankens als solchem und der Annahme einer spezifischen Theorie zur Erklärung des Evolutionsmechanismus. Dies ist vor allem deshalb nötig, weil wir, je weiter wir in das 19. Jahrhundert vordringen, auf immer mehr Erklärungen der Evolution stoßen. Nicht immer ist es leicht, die Unterschiede zwischen diesen verschiedenen Theorien zu verstehen, da einige Autoren mehrere Theorien oder zumindest mehrere ihrer Komponenten miteinander verbanden. Vielleicht ist es eine Hilfe, wenn ich an dieser Stelle die wichtigsten Evolutionstheorien zusammenstelle und genau angebe, wie sie sich voneinander unterscheiden. Jede von ihnen wurde, in der Zeitspanne von Darwin (oder Lamarck) bis zur synthetischen Theorie der Evolution, von zahlreichen Anhängern verfochten.

Es lassen sich sechs Haupttheorien (jede wieder mehrfach unterteilt) erkennen:

1. Eine eingebaute Fähigkeit oder ein innerer Trieb zu wachsender Perfektion (autogenetische Theorien). Dies war ein Teil von Lamarcks Theorie und wurde in weiten Kreisen vertreten, beispielsweise von Chambers, Nägeli, Eimer (Orthogenese), Osborn (Aristogenese) und Teilhard de Chardin (Omegaprinzip).
2. Der Effekt von Gebrauch und Nichtgebrauch von Körperteilen, kombiniert mit einer Vererbung erworbener Merkmale.
3. Ein direkter Einfluß der Umwelt (Induktion; von Lamarck verworfen, aber von Geoffrey Saint-Hilaire übernommen).
4. Saltationismus (Mutationismus). Die plötzliche Entstehung neuer Arten oder noch stärker verschiedener Typen (Maupertuis, Köl liker, Galton, Bateson, de Vries, Willis, Goldschmidt, Schindewolf).
5. Zufällige (stochastische) Differenzierung, bei der weder die Umwelt (direkt oder über die Auslese), noch interne Faktoren die Richtung von Variation und Evolution beeinflussen (Gulick, Hagedoorn, „nicht-Darwinsche Evolution“).
6. Richtung (Ordnung), die der zufälligen Variation durch die natürliche Auslese aufgezungen wird (zum Teil Darwinismus, Neo-Darwinismus).

Die Theorien (1), (2) und (3) wurden gut mehr als hundert Jahre lang nach Lamarck von zahlreichen Autoren vertreten. Der Saltationismus (4) ist heute als normaler Modus der Artbildung oder des Ursprungs eines anderen neuen Typus widerlegt, doch wurde er für Sonderfälle (Polyploidie und gewisse Chromosomen-Neuanordnungen) nachgewiesen. Wieweit zufällige Differenzierung (5) vorkommt, ist gegenwärtig höchst umstritten.

Nichtsdestoweniger ist man sich fast allgemein darüber einig, daß die meisten mit Evolution und Variation zusammenhängenden Erscheinungen mit Theorie (6) im Verband mit (5) erklärt werden können.

Die Auseinandersetzungen unter den Vertretern dieser sechs Theorien sind von Nichtbiologen häufig fälschlicherweise als Kontroversen über die Gültigkeit der Theorie der Evolution an sich interpretiert worden. Dies ist der Grund dafür, warum ich bereits an dieser Stelle auf die Existenz dieser verschiedenen erklärenden Theorien aufmerksam gemacht habe, während doch in der Zeit unmittelbar nach Lamarck der Hauptstreit lediglich um die Evolution als solche ging. Tatsächlich wurde die Mehrheit des neuen Beweismaterials zugunsten der Evolution, das sich in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts anzuhäufen begann, zunächst einfach ignoriert. Allerdings war die Reaktion auf dieses neue Tatsachenmaterial in Frankreich, Deutschland und England, den drei wichtigsten europäischen Ländern, in denen die biologische Forschung kultiviert wurde, recht verschieden.

Ein Studium der Entwicklungen in diesen Ländern ist besonders wichtig, um den Gedanken zu widerlegen, der Evolutionismus sei eine direkte Fortsetzung des befreiten, materialistischen und häufig atheistischen Denkens der Aufklärung. Eine solche Interpretation wird durch die Fakten nicht bestätigt. Die Aufklärung endete sozusagen mit der Französischen Revolution (1789), und in den darauffolgenden siebenzig Jahren war nicht nur, insbesondere in England und Frankreich, eine beträchtliche Reaktion zu verzeichnen, es traten auch neue Entwicklungen auf, die für das Entstehen des Evolutionsgedankens ebenso wichtig waren wie das Philosophieren der Aufklärung.

Frankreich

In Frankreich wurde die Szene während des Vierteljahrhunderts nach Lamarck eindeutig von Cuvier beherrscht, obwohl dieser Lamarck nur um drei Jahre überlebte. Der einzige Versuch, weniger orthodoxe Ideen zu vertreten, wurde von dem großen vergleichenden Anatomen Etienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772–1844) unternommen. Alle seine frühen anatomischen Schriften sind durch völliges Fehlen jeglicher evolutiver Interpretation gekennzeichnet [4]. Als er jedoch Ende der zwanziger Jahre des 19. Jahrhunderts in Caen in Nordfrankreich bestimmte fossile Reptilien aus Juraschichten untersuchte, stellte er überrascht fest, daß sie nicht, wie er erwartet hatte, Angehörige derart charakteristischer mesozoischer Typen wie *Plesiosaurus*, sondern enge Verwandte der rezenten Gaviale (Krokodilartigen) waren. Dies brachte ihn auf den Gedanken, daß möglicherweise tatsächlich eine Transformation der Jurakrokodile stattgefunden haben könne, da „die Umwelt durchaus die Kraft habe, organisierte Körper umzuformen“. In einem 1833 veröffentlichten Essay entwickelte er diesen Gedanken weiter, wobei er anscheinend zu erklären suchte, warum verschiedene Tiere verschieden sind, obwohl sie in ihrem Bauplan im wesentlichen übereinstimmen. In diesem Essay bemühte er sich um eine physiologische Erklärung, indem er einen Effekt der Umwelt auf die Atmung heranzog, die ihrerseits eine drastische Veränderung in der Umgebung der „Atmungsflüssigkeiten“ notwendig macht, was wiederum eine tiefgreifende Auswirkung auf die Struktur des Organismus hat. Im Gegensatz zu Lamarck braucht Geoffroy keine Veränderungen der Gewohnheiten als Zwischenstufe zu Veränderungen der Physiologie. Seiner Ansicht nach löst die Umwelt unmittelbar eine organismische Veränderung aus, eine Möglich-

keit, die von Lamarck ausdrücklich verworfen worden war. Obgleich die Neo-Lamarckisten gegen Ende des Jahrhunderts sehr viel von einer solchen unmittelbaren Auslösung hielten, wäre es richtiger, diese Hypothese als „Geoffroyismus“ zu bezeichnen, wie einige Autoren dies tatsächlich getan haben. Der Umwelteinfluß wurde nach Geoffroy während des embryonalen Stadiums ausgeübt, und um diese These zu beweisen, führte er ausgedehnte Experimente mit Kükenembryonen durch.

Die These, Geoffroy sei in seinen späteren Jahren Evolutionist geworden, ist immer noch umstritten. Sie wurde von Bourdier (1969) gewandt verfochten. Geoffroy glaubte nicht an eine gemeinsame Abstammung; allerdings war er davon überzeugt, daß rezente Arten, die durch ununterbrochene Fortpflanzung von vorsintflutlichen Arten abstammten, im Laufe dieser Zeit aufgrund äußerer Einflüsse erheblich verändert worden waren.

Eine Reihe anderer Gedanken Geoffroys sind für den Evolutionsbiologen von Interesse. Zum Beispiel gab er zu, einige der durch die Umwelt ausgelösten Veränderungen seien nützlicher als andere. Tiere, die schädliche Veränderungen erworben haben, „werden aufhören zu existieren und durch andere ersetzt werden, deren Gestalt sich geändert hatte, um den neuen Gegebenheiten zu entsprechen.“ Er brachte hier eine typisch prä-Darwinsche Ausmerzungs-theorie vor (siehe unten).

Es gibt mehrere Gründe, warum Geoffroys evolutionäre Überlegungen wenig bleibenden Einfluß hatten. Er war Deist, in religiösen Fragen konservativ, und seine Theorie war keine Theorie der gemeinsamen Abstammung, sondern bedeutete eher die Aktivierung des in einem gegebenen Typus bestehenden Potentials. Einige seiner Aussagen waren recht widersprüchlich, und die von ihm vorgeschlagene plötzliche Transmutation durch Saltation, von niedrigen eierlegenden Wirbeltieren zu Vögeln, war eine erhebliche Belastung für die Theorie der Emergenz evolutiven Potentials. Sein Bestreben, dies dadurch glaubhaft zu machen, daß er feststellte, eine solche drastische Veränderung könne nur durch eine ebenso drastische und plötzliche Veränderung der Umwelt hervorgerufen werden, war keineswegs überzeugend.

Noch nachteiliger wirkte sich wahrscheinlich die niederschmetternde Niederlage aus, die Geoffroys wichtigste anatomische These erlitt, nämlich die Ausdehnung der Einheit des Bauplans auf das gesamte Tierreich (Kapitel 10).

Cuvier

Keiner brachte in der prä-Darwinschen Epoche eine solche Fülle neuer Kenntnisse hervor, die letztlich die Evolutionstheorie stützten, wie Georges Cuvier (1769–1832) [5]. Er war es, der dem Studium der Wirbellosen eine neue Grundlage gab, indem er die innere Anatomie dieser Gruppe entdeckte. Er begründete die Paläontologie und wies für die Tertiärschichten des Pariser Beckens nach, daß jeder Horizont seine eigene Säugetierfauna besaß. Und wichtiger: er zeigte, daß, je tiefer eine Schicht lag, um so stärker die in ihr gefundene Fauna von der der Gegenwart abwich. Er bewies schlüssig, daß es tatsächlich Aussterben gab, da die von ihm beschriebenen ausgestorbenen Mammuts und Mastodonten unmöglich in irgendeinem entfernten Winkel der Welt hätten unbemerkt bleiben können, wie man dies für im Meer lebende Organismen postulierte. Mehr als jeder andere hat Cuvier ein Recht darauf, als Begründer der vergleichenden Anatomie angesehen zu werden, wurde doch bis nach der Veröffentlichung von Darwins *Origin of Species* wenig zu den von ihm entwickelten Methoden und Prinzipien hinzugefügt. Bei

Cuviers Wissen und Erfahrung hätte man erwarten können, daß er der erste sein würde, der eine durch und durch solide Evolutionstheorie vorschlagen würde. Tatsächlich aber stand Cuvier in seinem ganzen Leben dem Gedanken der Evolution ablehnend gegenüber, und seine Argumente waren für seine Zeitgenossen derart überzeugend, daß der Evolutionsgedanke sich selbst nach seinem frühen Tode während des nächsten halben Jahrhunderts in Frankreich nicht durchsetzen konnte.

Welche Fakten oder Ideen waren für Cuviers hartnäckigen Widerstand verantwortlich? Es heißt häufig, daß sein unerschütterliches Festhalten am Christentum den Glauben an die Evolution ausgeschlossen habe, doch erbringt eine sorgfältige Analyse seiner Arbeiten keinen Beweis für diese Auslegung (Coleman, 1964). An keiner Stelle bezieht er sich bei seiner wissenschaftlichen Argumentation auf die Bibel, und seine eigene Interpretation der Vorgeschichte befindet sich häufig in Konflikt zur Heiligen Schrift. So akzeptierte er zum Beispiel, daß es vor der im Buch Mose genannten Sintflut mehrere Fluten gegeben habe, und behauptet, in der frühesten Erdgeschichte habe kein tierisches Leben bestanden. Niemals führte Cuvier wie die Physiko-Theologen die Wunder der Welt an, um Existenz und Güte des Schöpfers zu beweisen; ja, er vermischte ganz bewußt niemals Wissenschaft und Religion. Sein Theismus dringt niemals bis in seine Schriften vor; eine einzige Ausnahme bildet vielleicht die Akademie-Debatte vom 5. April 1832.

Eine andere ideologische Bindung scheint weitaus wichtiger gewesen zu sein: Cuvier hatte die für Eindrücke empfänglichsten Jahre seiner Jugend an der Karlsschule in Stuttgart verbracht und kam von dort sozusagen mit Essentialismus erfüllt zurück. Verstärkt wurde das noch durch seine anschließenden Studien der Tierklassifikation. Ganz im Gegensatz zu Buffon, Lamarck und anderen Leibnizianern betonte Cuvier ständig die Diskontinuität. Sein Zerbrechen der *scala naturae* in vier „embranchements“ ist bezeichnend für seine Haltung (siehe Kapitel 4). Er bestand sogar darauf, es sei unmöglich, innerhalb der „embranchements“ irgendwelche Übergänge aufzustellen. Jede dieser Hauptgruppen enthält vier Klassen, „ohne daß diese eine Reihenfolge bilden oder sich irgendeines unantastbaren Ranges erfreuen“ (1812). Obgleich einige Angehörige einer Gruppe vielleicht eine größere allgemeine Komplexität aufwiesen, galt dies nicht unbedingt für jede Struktur; und Organismen, die im Durchschnitt weitaus einfacher waren, konnten in bezug auf gewisse Strukturen außerordentlich komplex sein. Völlig zu recht konnte Cuvier keinen Beweis für die „ständige Zunahme von Komplexität oder Perfektion“ erkennen, wie sie von den Anhängern der *scala naturae* behauptet wurde. Ganz im Gegenteil: er sah überall Diskontinuitäten und regellose Spezialisierung.

Sein Essentialismus spiegelt sich in seinem Artbegriff wider (siehe Kapitel 6). Zunächst überrascht uns seine Artdefinition dadurch, daß sie recht biologisch klingt: „Eine Art umfaßt alle Individuen, die voneinander oder von einem gemeinsamen Vorfahren abstammen, und jene, die ihnen so ähnlich sehen wie sie sich untereinander ähnlich sind“. Aber dann betont er unablässig, nur oberflächliche Merkmale seien variabel. „Es gibt [andere] Merkmale bei den Tieren, die allen Einflüssen, natürlichen wie menschlichen, widerstehen, und nichts weist darauf hin, daß die Zeit mehr Auswirkungen auf sie hat als Klima oder Domestikation“. Triumphierend macht er darauf aufmerksam, daß die viele Tausende von Jahren alten mumifizierten Tiere aus den ägyptischen Gräbern von den lebenden Repräsentanten dieser Arten absolut nicht zu unterscheiden seien [6]. Zwar ist sich Cuvier der geographischen Variation bewußt, doch betont er, daß sie die grundlegenden Merkmale einer Art nicht beeinträchtigt: Wenn wir eine weitverbreitete

Art wildlebender Pflanzenfresser untersuchen und Individuen aus ärmeren oder reicheren Biotopen oder aus heißen und kalten Klimata miteinander vergleichen, so variieren lediglich solche nicht-essentiellen Züge wie Größe oder Farbe, während die essentiellen Züge der wichtigen Organe und Körperproportionen überall die gleichen bleiben.

Tatsächlich hatte Cuvier, wie alle anderen Angehörigen der Pariser Schule, nur ein minimales Interesse an der Art. Als Paläontologe und vergleichender Anatom war er wohl an den Haupttypen interessiert, doch kam er bei seiner Arbeit niemals wirklich mit dem Artproblem in Berührung. Selbst bei seiner späteren Arbeit mit Fischen betrachtete er sie niemals unter dem Gesichtspunkt des Populationsgedankens. Er befaßte sich einfach nie mit der Art Beweise, wie sie später Darwin und Wallace zur Evolution bekehrten.

Cuvier hob als erster Geologe hervor, daß viele Einschnitte in der Sequenz geologischer Schichten sehr drastisch waren. Er entdeckte, daß aufeinanderfolgende Faunen zuerst im Wasser, dann auf dem Land, dann wieder im Wasser und vielleicht wieder auf dem Land gelebt haben konnten. Offensichtlich war das Land wiederholte Male vom Meer überflutet worden, und es waren nicht nur vorübergehende Überflutungen gewesen. „Wir werden daher zwangsläufig zu der Ansicht gebracht, daß nicht nur das Meer in der einen oder anderen Periode alle unsere Tiefebenen bedeckt hat, sondern daß es während einer langen Zeit und in einem Zustand der Ruhe dort verblieben sein muß ... Diese wiederholten Ausbrüche und Rückzüge des Meeres sind weder langsam noch allmählich vor sich gegangen; die Mehrheit der von ihnen ausgelösten Katastrophen [Cuvier selbst benutzte in den meisten Fällen den schwächeren Ausdruck „revolutions“ (Umwälzungen), wohingegen in den meisten Übersetzungen das Wort „Katastrophe“ benutzt wird], waren plötzlich; dies läßt sich leicht beweisen, besonders, was die letzte von ihnen betrifft“. Er zitiert dann den Fall der Mammuts, die gefroren im sibirischen Eis gefunden wurden. „Erhalten mit Haut, Haar und Fleisch bis hinein in unsere heutige Zeit. Wären sie nicht sofort nach ihrem Tod eingefroren worden, so hätte die Verwesung die Kadaver zersetzt.“ Und doch wurden diese Mammuts in Gegenden gefunden, in denen früher keine arktischen Bedingungen geherrscht hatten. Aber nicht nur die Fauna deutet direkt auf den katastrophentypischen Charakter dieser Veränderungen hin, sondern auch die Geologie: „Das Zerbrechen und Überwerfen der Schichten, das bei früheren Katastrophen stattfand, zeigt deutlich genug, daß diese plötzlich und gewaltsam waren wie die letzte.“

Die zu Cuviers Zeit bekannten, begrenzten Fossilienfunde schienen zuerst eine Bestätigung für die Schlußfolgerung zu liefern, daß jede dieser Katastrophen die völlige Zerstörung der im Katastrophenbereich existierenden Fauna zur Folge gehabt habe. Man kannte keine Art, die über mehrere geologische Horizonte hinweg fortbestanden hatte, zumindest keine der Säugetierarten, mit denen Cuvier am besten vertraut war. Später entdeckten Cuvier und Brongniart (1808), daß die Veränderung der Fauna in aufeinanderfolgenden Horizonten derselben Formation allmählich vor sich ging, wobei der Hauptunterschied darin bestand, daß die häufigsten Arten eines speziellen Horizonts in den zwei angrenzenden Horizonten weniger häufig oder selten waren. Durch diese Entdeckung wurde es möglich, die Horizonte über beträchtliche geographische Entfernungen hinweg zu verfolgen. In Cuviers Schriften ist angedeutet, daß er die Katastrophen für mehr oder weniger lokale Ereignisse hielt, daß also von nicht betroffenen Gegenden aus eine neue Bevölkerung möglich war. Die kurz zuvor gemachte Entdeckung der außerordentlich unterschiedlichen australischen Fauna hatte Cuvier in seiner Überzeu-

gung bestärkt, daß an verschiedenen Stellen der Erdkugel völlig verschiedene Faunen gleichzeitig existieren konnten. Über die Ursachen der Katastrophen stellte er niemals Hypothesen auf, gab aber zu verstehen, daß sie natürliche Geschehnisse seien wie Erdbeben, Vulkanausbrüche, große Überschwemmungen, drastische klimatische Veränderungen und das Entstehen von Gebirgen (mit dessen Studium sich die Geologen gerade zu befassen begannen). Wie man sieht, war Cuviers Katastrophentheorie recht „sanft“ verglichen mit denen einiger seiner Anhänger wie Buckland, d'Orbigny und Agassiz.

Die überall vorhandenen Manifestationen der Diskontinuität schienen Cuvier mit einer evolutionären Interpretation völlig unvereinbar zu sein. Lamarck und Geoffroy hatten, um die Diskontinuitäten zu erklären, ein fortgesetztes Auftreten von Urzeugungen geltend gemacht. Nach Cuviers Ansicht stand das im Widerspruch zu allen vorhandenen Beweisen. Alles deutete darauf hin, daß Lebewesen nur von anderen Lebewesen abstammen konnten. Harveys „Omne vivum ex ovo“ („alles Leben aus dem Ei“) war auch Cuviers Motto.

Am wichtigsten war jedoch, daß ein Evolutionskonzept mit Cuviers Vorstellung vom harmonischen Bau aller Organismen unvereinbar war. Jede Art war durch göttlichen Willen geschaffen worden und jede hatte seit Anbeginn ihren besonderen Platz im Haushalt der Natur angewiesen bekommen, den sie nicht verlassen konnte. Die Fische zum Beispiel waren für ein Leben im Wasser gemacht: „Dies ist ihr Platz in der Schöpfung. Dort werden sie bis zur Zerstörung der gegenwärtigen Ordnung der Dinge bleiben“ (*Histoire Naturelle poissons*, I, S. 543). Für Cuvier gab es keine Stufenleiter der Perfektion, da jedes Tier vollkommen an seinen besonderen Platz in der Natur angepaßt war. Mit Freuden hätte er sich Darwins Warnung angeschlossen: „Sag niemals höher oder niedriger!“ Diese Überlegungen veranlaßten Cuvier dazu, sein berühmtes Korrelationsprinzip aufzustellen (siehe Kapitel 10), das ihm Verallgemeinerungen erlaubte wie etwa, daß Pflanzenfresser immer Hufe haben und kein Fleischfresser Hörner haben würde. Nur bestimmte Kombinationen von Form und Funktion sind möglich, und nur diese wurden in der Natur verwirklicht. Es war für ihn undenkbar, daß eine neue Gewohnheit strukturelle Veränderungen auslösen könne. Insbesondere wies er die Idee zurück, veränderte Gewohnheiten könnten die gleichzeitige Veränderung vieler Körperteile auslösen, und dennoch könnten die komplexen, harmonischen gegenseitigen Beziehungen aller Organe beibehalten werden. Darüber hinaus vertrat Cuvier die Ansicht, daß die Struktur gegenüber Funktion und Gewohnheit Vorrang habe, und nur eine Veränderung in der Struktur eine Veränderung in der Funktion erforderlich machen könne.

Cuvier und die Variation

Cuvier war ein viel zu guter Naturbeobachter, um sich nicht darüber klar zu sein, daß es tatsächlich Variation gab; daraus ergab sich für ihn das Problem, die Variation mit seinem Essentialismus in Einklang zu bringen. Er tat dies durch die Anerkennung von zwei Stufen der Variabilität. Die eine manifestiert sich in der ephemeren Reaktion eines Organismus auf Umweltfaktoren wie Temperatur und Nahrungsangebot. Eine solche Variation betrifft keine essentiellen Merkmale, und Cuvier gab zu verstehen, daß – in moderner Weise ausgedrückt – diese Variation nicht-genetischer Natur sei, d. h. daß sie die Essenz der Art nicht verändere. Er hielt die oberflächlichsten Merkmale für die variabelsten.

Völlig anderer Art wäre die Variation der essentiellen Organe, etwa des Nervensystems, des Herzens, der Lunge und der Eingeweide. Diese Organe waren seiner Auffassung nach innerhalb von Klassen und Haupttypen in ihrer Gestalt völlig stabil. Sie mußten stabil sein, da jede Variation irgendeines der Hauptorgane Ungleichgewichte mit katastrophalen Folgen heraufbeschwören würde. Zu den stabilen Merkmalen gehörten auch jene, durch die sich die Arten, insbesondere fossile und rezente Arten, voneinander unterscheiden: „Und da der Unterschied zwischen diesen fossilen Arten und den Arten, die noch bestehen, durch gewisse Grenzen eingeengt ist, werde ich zeigen, daß diese Grenzen sehr viel weiter sind als jene, die heute die Varietäten derselben Art voneinander unterscheiden; außerdem werde ich dann darstellen, wie weit diese Varietäten durch den Einfluß von Zeit, Klima oder Domestikation bedingt sein können“ (*Essay*, 1811, S.5–6).

Cuviers Behauptungen einer völligen Konstanz der Organe und ihrer Proportionen in den höheren Tiertaxa waren durch keine eigenen Untersuchungen untermauert. Bei derartigen Studien hätte er entdeckt, daß, entgegen seinen Behauptungen, verwandte Arten, Gattungen und Familien beträchtliche Unterschiede in der relativen Größe und Gestalt der lebenswichtigen Organe aufwiesen. Aber selbst, wenn er solche Unterschiede gefunden hätte, wie er dies im Laufe seiner Seziertätigkeit getan haben muß, so wäre er wahrscheinlich lediglich wieder zu seinem Grundprinzip zurückgekehrt, daß jedes Tier geschaffen worden sei, um den ihm in der Natur zugewiesenen Platz auszufüllen.

Ein großer Teil von Cuviers Beweisführung richtet sich spezifisch gegen die Evolutionstheorien von Lamarck und Geoffroy und nicht so sehr gegen den Evolutionismus im allgemeinen. Insbesondere macht er Einwendungen gegen die von Lamarck so häufig vorgebrachte vage Behauptung der evolutionären Kontinuität. „Um sagen zu können, diese Tier[art] der modernen Welt stammt in direkter Linie von diesem vorsintflutlichen Tier ab, ist es nötig, dies durch Tatsachen oder gerechtfertigte Indizienbeweise zu belegen, und bei dem gegenwärtigen Wissensstand würde niemand es auch nur wagen, dies zu versuchen“ (Cuvier und Dumeril, 1829). Bei anderer Gelegenheit stellte er fest: „Wenn die Arten sich stufenweise verändert haben, so sollten wir einige Spuren dieser allmählichen Veränderungen finden; zwischen Arten aus dem Paläotherium und den heutigen Arten sollten wir einige Zwischenformen finden. Dies ist noch nicht geschehen.“ Wäre Lamarck ein gewiegener Gegner gewesen, so hätte er wahrscheinlich auf eine Reihe von Mollusken aus dem Tertiär hinweisen können, die dieser Anforderung entsprachen. Soweit es Cuviers fossile Säugetiere betraf, waren die Fossilienfunde natürlich in der Tat viel zu unvollständig, um eine Reihenfolge zu bilden; abgesehen davon sind viele Fossilien Vertreter inzwischen ausgestorbener phyletischer Seitenlinien. Dieses Argument hätte Lamarck allerdings wiederum nicht benutzen können, da in seinem Weltbild kein Platz für Aussterben war.

In seiner Auseinandersetzung mit Geoffroy und den Naturphilosophen war Cuvier siegreich, da er erkannte, daß es zwei Arten von Ähnlichkeiten gab. Einerseits die Ähnlichkeit aufgrund der Einheit des Typus, die man heute als Homologie bezeichnet, und andererseits die Ähnlichkeit aufgrund der Ähnlichkeit der Funktion, wofür die Flügel von Fledermäusen, Vögeln, Flugsauriern und fliegenden Fischen ein gutes Beispiel sind. „Kommen wir also zu dem Ergebnis, daß es irgendwelche Ähnlichkeiten zwischen den Organen der Fische und denen anderer Klassen nur insofern gibt, als Ähnlichkeiten zwischen ihren Funktionen bestehen“, sagte Cuvier. Kurioserweise betonte er, wenn es um Tiere des gleichen anatomischen Typs ging (etwa verschiedene Fischarten), lediglich

ihre Unterschiede und übersah dabei völlig jegliche Ähnlichkeit, die nicht eindeutig durch Ähnlichkeit der Funktion bedingt war. Niemals stellte er die Frage, warum überhaupt die verschiedenen Arten desselben Typus in ihrer Grundstruktur so ähnlich waren. Somit übersah er den eindrucksvollen Beweis, den die vergleichende Anatomie für die Evolution liefert.

Noch bemerkenswerter ist sein Versagen, aus den Fossilienfunden Schlüsse zu ziehen, die heute auf der Hand zu liegen scheinen. Dies ist um so überraschender, als Cuvier ein hervorragendes Verständnis für Fossilien besaß und sehr kluge Fragen stellte. Er bestand darauf, es könne sich bei den Fossilien nicht um spontane Produkte des Gesteins handeln, sondern sie müßten Überreste vergangener Organismen sein. Im Gegensatz zu Lamarck wußte er die Bedeutung des Aussterbens voll und ganz zu würdigen: „Zahllose Lebewesen sind die Opfer dieser Katastrophen gewesen ... Ihre Rassen sind sogar ausgestorben und haben nichts hinterlassen, was an sie erinnert, als irgendein Fragment, das der Naturbeobachter kaum wiedererkennen kann.“ Er erkannte, wie wichtig die Fossilien für ein Verständnis der Geschichte der Erde sind. „Wie könnte man übersehen, daß allein den Fossilien die Geburt der Theorie von der Erde zu verdanken ist; daß ohne sie vielleicht niemand jemals sich hätte träumen lassen, daß es bei der Entstehung des Erdballs aufeinanderfolgende Perioden und eine Reihe verschiedener Vorgänge gegeben haben könnte.“ Er berief sich nicht auf übernatürliche Vorgänge, die er für die Aufeinanderfolge dieser Faunen verantwortlich machte. „Ich behaupte nicht, daß eine neue Schöpfung nötig war, um unsere heutigen Tierrassen ins Dasein zu rufen. Ich hebe nur mit Nachdruck hervor, daß sie in der Vergangenheit nicht an denselben Orten lebten und daß sie aus irgendeinem anderen Teil des Globus gekommen sein müssen.“ Die Fossilien stellen den Forscher vor viele Probleme: „Gibt es Tiere und Pflanzen, die ausschließlich in bestimmten Schichten vorkommen und in keinen anderen zu finden sind? Welche Arten treten zuerst auf und welche danach? Treten diese beiden Sorten von Spezies gelegentlich gemeinsam auf? Besteht irgendeine konstante Beziehung zwischen dem Alter der Schichten und der Ähnlichkeit oder Nichtähnlichkeit der Fossilien mit lebenden Geschöpfen? Gibt es eine ähnliche klimatische Beziehung zwischen den Fossilien und den rezenten Formen, die ihnen sehr ähnlich sind? Haben diese Tiere und Pflanzen an den Orten gelebt, wo ihre Überreste gefunden werden oder sind sie von irgendwoher dorthin transportiert worden? Leben sie heute immer noch irgendwo oder sind sie völlig oder zum Teil zerstört worden?“

Cuvier selbst beantwortete diese Fragen zum Teil oder sogar vollständig. Letztlich jedoch leugnete er eine evolutionäre Weiterentwicklung von einer gegebenen Fauna zu derjenigen in der nächst höheren Schicht oder, allgemeiner ausgedrückt, er bestritt die Existenz eines Fortschreitens durch alle Schichtenfolgen. Das war möglich, solange die Stratigraphie anderer Regionen oder Kontinente unbekannt war und man postulieren konnte, die neuen Faunen seien der Einwanderung aus anderen Gegenden zu verdanken. Die weitere geologische Forschung zeigte jedoch, daß die Fossiliensequenz in allen Teilen der Welt recht ähnlich war. Es gab charakteristische Faunen aus dem Paläozoikum, aus dem Mesozoikum, aus dem frühen und späten Tertiär (um die moderne stratigraphische Terminologie zu benutzen). Wie wir gesehen haben, war es Cuvier selbst, der zeigte, daß die in den obersten Schichten vorkommenden Fossilien Arten oder Gattungen angehörten, die noch lebende Vertreter haben, daß die Fossilien aber den modernen Formen zunehmend unähnlicher werden, je tiefer man in der geologischen Sequenz vordringt. In den Schichten des Mesozoikums findet man eine Fülle sonderbarer Reptilien

vertreten, die keine modernen Verwandten haben (etwa Dinosaurier, Plesiosaurier und Pterodaktylen), während die Säugetiere erst weiter oben in den aufeinanderfolgenden Schichten auftreten. Wenn sie dann erscheinen, sehen die ersten Typen völlig anders aus als die rezenten Arten. Doch Cuvier weigerte sich hartnäckig, irgendwelche Tiertaxa als höher oder niedriger anzuerkennen, so daß die Fossilienfolge für ihn keine evolutive Botschaft enthielt.

Er weigerte sich einfach, sich der Frage zu stellen. Die Weiterentwicklung der Faunen im Verlauf der geologischen Zeit war inzwischen so sicher etabliert, daß sie eine kausale Erklärung verlangte. Es schien nur zwei Möglichkeiten zu geben: Entweder entwickelten sich die älteren Faunen zu den jüngeren – eine Option, die anzunehmen Cuvier sich beharrlich weigerte – oder andernfalls wurden nach jeder Katastrophe neue Faunen geschaffen. Dies zuzugestehen, hätte Theologie und Naturwissenschaft vermischt und auch dagegen hatte Cuvier etwas einzuwenden. So wandte er die Vogel-Strauß-Politik an und nahm das lästige Problem einfach nicht zur Kenntnis.

Über den Menschen machte sich Cuvier die kartesianische Aussage zu eigen, wonach der Mensch von allen Tieren qualitativ verschieden sei. Im Gegensatz zu Aristoteles und den frühen Anatomen verwarf er den Gedanken, die Zoologie bestünde aus einem Vergleich der („entarteten“) Tiere mit dem („vollkommenen“) Menschen. Das Studium des Menschen war von dem Studium der vier Haupttypen der Tiere völlig getrennt. Der Mensch war so einzigartig, daß man nicht erwarten würde, ihn in dem Fossilienmaterial vorzufinden. In der Tat war, als Cuvier starb (1832) noch kein hominider Fossilienfund gemacht worden, ja noch nicht einmal ein Primatenfossil war entdeckt worden. Der erste Fund (*Pliopithecus*) fällt in das Jahr 1837.

Trotz einiger Widersprüche und einiger wichtiger Schwächen besaß Cuviers Vorstellung von der lebenden Welt im großen und ganzen eine innere Folgerichtigkeit. Es hätte eines wahrhaft erneuernden Geistes bedurft, um das essentialistische Paradigma aufzugeben und die neuen Fakten zur Entwicklung einer substituierenden Philosophie zu nutzen. Solch ein Geist war Cuvier nicht. Wie Coleman darlegt, war er von Natur aus konservativ, ein Anhänger des Status quo. Obwohl außerordentlich gut informiert, fleißig, hellsehtig in Denken und Darstellen, war er kein intellektueller Revolutionär. Nach seinem Tode türmten sich in rascher Folge die Tatsachen auf, die die nicht-evolutionäre Interpretation immer unglaubwürdiger machen sollten. Allerdings waren diejenigen, die in Cuviers Fußstapfen traten, etwa Agassiz, Owen, Flourens und d'Orbigny, weniger vorsichtig und sehr viel dogmatischer als Cuvier. So schwelgten sie geradezu in Katastrophentheorien. Cuvier selbst gewann jede Schlacht mit seinen evolutiv eingestellten Gegnern, und er lebte nicht lange genug, um einsehen zu müssen, daß er den Krieg verloren hatte.

England

Die Situation in England während der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts unterschied sich in vielerlei Hinsicht grundlegend von der Lage sowohl in Frankreich als auch in Deutschland. Die Naturwissenschaft war völlig von der Geologie beherrscht: zwischen 1790 und 1850 leistete kein anderes Land der Welt so großartige Beiträge zur Geologie wie Großbritannien. Zur gleichen Zeit stand Großbritannien mit seinem engen Bündnis zwischen Wissenschaft und Christentum einzigartig da. Die Lehre wissenschaftlicher

Fächer an den englischen Universitäten lag zum größten Teil in den Händen von Geistlichen, und wohlbekannte Wissenschaftler setzten die von Newton, Boyle und Ray begründete Tradition fort, sich mit sowohl wissenschaftlichen als auch theologischen Studien zu beschäftigen.

Der gläubige Physiker sah ganz andere Manifestationen der Hand des Schöpfers als der Biologe. Ordnung und Harmonie des Universums veranlaßten den exakten Wissenschaftler, nach Gesetzen zu suchen, nach weisen Institutionen im Lauf des Universums, die der Schöpfer eingerichtet hatte. Alles in der Natur war kausal bedingt, aber die Ursachen waren sekundäre Ursachen, geregelt von Gesetzen, die die primäre Ursache – der Schöpfer – eingerichtet hatte. Um seinem Schöpfer am besten zu dienen, erforschte der Physiker die Gesetze Gottes und deren Wirkungsweise [7].

Der Naturbeobachter, der Biologe, erforschte ebenfalls die Werke des Schöpfers, doch legte er das Gewicht nicht auf etwas so Mechanisches wie die Bewegung fallender Körper oder der Planeten in ihrem Umlauf um die Sonne. Stattdessen konzentrierte er sich auf die wunderbaren Anpassungen der lebendigen Geschöpfe. Diese konnten nicht so einfach in Form allgemeiner Gesetze erklärt werden wie Schwerkraft, Wärme, Licht oder Bewegungen. Fast alle großartigen Anpassungen der Lebewesen sind derart einmalig, daß es müßig schien zu behaupten, sie seien durch „Gesetze“ bedingt. Doch welche Erklärung konnte es für diese wundervollen Anpassungen geben? Es schien eher, diese Aspekte der Natur seien so besonders und einzigartig, daß sie nur durch das direkte Eingreifen des Schöpfers erklärt werden konnten. Folglich lieferte ihm das Funktionieren der Organismen, ihre Instinkte und ihre mannigfachen Wechselwirkungen reiches Beweismaterial für den allem zugrundeliegenden Bauplan und schienen einen nicht zu widerlegenden Beweis für die Existenz eines Schöpfers darzustellen. Wie sonst konnten all diese wunderbaren Anpassungen der lebenden Welt entstanden sein?

Der Forschungsgegenstand der beiden Forschergruppen bedingte jeweils recht verschiedene Ansätze. Der Gott, der zur Zeit der Schöpfung Gesetze machte und dann sozusagen seine Autorität an sekundäre Gesetze delegierte, war ein sehr viel entfernterer Gott als der der Biologen, der jedes Detail der lebendigen Natur seinem Schöpfungsplan entsprechend geprägt hatte. Beinahe eine logische Konsequenz der Entwicklungen in der Physik, so könnte man sagen, war der Deismus, der Glaube an einen völlig unpersönlichen Gott der Gesetze, nicht aber der Offenbarung. Andererseits machten sich die Biologen einen Glauben zu eigen, der allgemein als „natürliche Theologie“ oder „Naturtheologie“ bezeichnet wird [8]. In ihr wurde die offenbare Perfektion der Anpassungen aller Strukturen und organischen Wechselwirkungen als Beweis für die Existenz Gottes angesehen. Die gesamte Natur war das fertige und nicht-verbesserungsfähige Produkt der göttlichen Weisheit, Allmacht und Güte. Wie konnte man seinem Schöpfer besser huldigen als dadurch, daß man seine Werke erforschte? Für John Ray war das Studium der Natur die wahre „Vorbereitung auf das Göttliche“. In der Tat war das Studium der Wunder der Natur die Lieblingsbeschäftigung zahlloser Landpfarrer in ganz England.

Die englische Naturtheologie unterschied sich in mehrfacher Hinsicht von der auf dem europäischen Kontinent. Die deutsche Physiko-Theologie stellte den Menschen in den Mittelpunkt. Gott hatte die Welt zum Nutzen des Menschen geschaffen, und jede Kreatur war dazu da, dem Menschen nützlich zu sein. Der Mensch konnte nicht auf dem Erdball erscheinen, bevor die Schöpfung für ihn reif war. Die englische Naturtheologie hob weit mehr die Harmonie der gesamten Natur hervor, und dies führte zum Stu-

dium der Zweckmäßigkeit in allen wechselseitigen Anpassungen. Die größere Langlebigkeit der englischen Naturtheologie läßt sich vielleicht mit ihren ansprechenderen Vorstellungen erklären. Während die Welle des Deismus und der Aufklärung die Physiko-Theologie auf dem Kontinent hinwegschwemmte, bewahrte sich die Naturtheologie in England (trotz Humes Kritik) im ganzen 18. Jahrhundert ihre volle Kraft und wuchs mit Paleys (1802) *Natural Theology: Or, Evidences of the Existence and Attributes of the Deity Collected from the Appearances of Nature* und den acht *Bridgewater Treatises* (1833–1836) in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts zu einem neuen Crescendo an. Die acht Autoren des letzteren Werkes demonstrierten am Beispiel mehrerer wissenschaftlicher Themen mit lobenswerter Gelehrsamkeit und vollem Ernst „die Macht, Weisheit und Güte Gottes, wie sie sich in der Schöpfung manifestiert“. Für viele Wissenschaftler der Zeit, etwa für die Geologen Sedgwick, Buckland und Murchison oder für den Naturforscher Agassiz, waren Wissenschaft und Theologie so sehr ein einziger Gegenstand, daß sogar ihre wissenschaftlichen Abhandlungen Übungen in Naturtheologie waren. Dies gilt sogar für Lyells *Principles of Geology*.

Besonders verblüffend für einen Wissenschaftler des späten 20. Jahrhunderts ist die Bereitschaft des Naturtheologen, „übernatürliche Beweise“ gleichberechtigt neben natürlichen Beweisen anzuerkennen. Nicht nur die Schöpfung als Faktum wurde akzeptiert, sondern auch die Idee, daß Gott seither je nach Belieben in seine Welt eingreifen kann.

Schließlich jedoch brachte die Allianz zwischen Naturtheologie und Wissenschaft Schwierigkeiten und Widersprüche mit sich. Die Maßstäbe der objektiven Wissenschaft gerieten immer häufiger in Konflikt mit den Versuchen, übernatürliche Eingriffe als Erklärung heranzuziehen. Genauer gesagt: Für den Gottesbeweis aus der Zweckmäßigkeit wurde es zunehmend schwieriger, das Auftreten rudimentärer Organe, Parasiten und Pestilenz oder verheerender Katastrophen wie das Erdbeben in Lissabon mit dem Plan eines gütigen Schöpfers in Einklang zu bringen. Wie wir später sehen werden, benutzte Darwin diese Widersprüche bei einem großen Teil seiner Argumentation in *Origin of Species*. Verschiedene Hypothesen wurden vorgeschlagen, um die Fossilienabfolge und das geographische Verbreitungsmuster auf der Erde zu erklären; sie konnten den Sturz der Naturtheologie zwar noch eine Zeitlang verzögern, ihr schließliches Abtreten aber nicht verhindern.

Die Kritik kam nicht nur von seiten der Wissenschaft, sondern auch aus der Philosophie. In seinen *Dialogues Concerning Natural Religion* (1779) zeigte Hume, daß es weder eine wissenschaftliche, noch eine philosophische Grundlage für die Naturtheologie gab, und Kant lehnte in seiner *Kritik der Urteilskraft* (1790) naive Teleologie ab. Dadurch entstand jedoch ein Vakuum in der Erklärung der Anpassung, da die Wissenschaft vor der These der natürlichen Auslese keine befriedigende Erklärung dafür hatte, denn Lamarcks Überlegungen waren ja durchaus nicht überzeugend. Tatsächlich scheinen viele gläubige Wissenschaftler und Philosophen eine natürliche Erklärung wirklich gescheut zu haben, da sie befürchteten, sie würde die Grundlage des sittlichen Verhaltens zerstören. Dies ist vielleicht der Hauptgrund dafür, warum die Naturtheologie in England bis zur Veröffentlichung von Darwins *Origin of Species* überlebte. In der Geschichte des Evolutionismus spielte die Naturtheologie eine eigentümlich zweideutige Rolle. Darwins entschiedenste Gegner waren Naturtheologen, und doch lieferten die von ihnen mit so viel Liebe beschriebenen biologischen Anpassungen einen Teil des überzeugendsten Belegmaterials zugunsten der Evolution – man brauchte lediglich den göttlichen Plan durch die natürliche Auslese ersetzen.

Progressionismus

Die Einbeziehung der Geologie in die Naturtheologie war eine spezifisch englische Entwicklung (Gillispie, 1951). Ihr Anliegen war es, die neueren Befunde der Geologie und Paläontologie mit der Schöpfungsgeschichte der Bibel und dem Begriff des Schöpfungsplans zu vereinbaren. Die zwei Hauptbeweise, mit denen man stets die Übereinstimmung der geologischen Ereignisse mit der im Buch Mose gegebenen Darstellung demonstrierte, waren erstens das Fehlen des Menschen (des letzten Schöpfungsaktes) in den Fossilienfunden, und zweitens der Nachweis einer Sintflut, „einer universellen Überflutung“ der ganzen Erde.

Daran, daß es nur eine einzige Flut gegeben habe, begann man bereits im 18. Jahrhundert (Blumenbach) zu zweifeln. Diese Zweifel wurden zunehmend größer, als man anhand der Fossilienfunde eine Fossilienfauna nach der anderen feststellen konnte, die fast ohne Ausnahme von der vorhergehenden durch eine deutliche Lücke getrennt war. In Cuviers maßvoller Ausdrucksweise (siehe oben) wurde die Zerstörung dieser Faunen als „Umwälzung“ bezeichnet, unter seinen Nachfolgern jedoch gewann die Vorstellung von sich ständig wiederholenden Katastrophen die Oberhand. Cuvier hatte die Frage der Substituierung der Faunen wohlweislich umgangen, seine Nachfolger behaupteten dagegen mit Nachdruck, nach jeder Katastrophe habe eine nagelneue Schöpfung stattgefunden und jede der aufeinanderfolgenden Schöpfungen spiegele die veränderten Gegebenheiten auf der Welt wider. Man hat diese Vorstellung als *Progressionismus* (Rudwick, 1972; Bowler, 1976) bezeichnet. In gewisser Weise ist es eine vom Schöpfungsglauben beeinflusste Umgestaltung der *scala naturae*.

Nur sehr allmählich begann man, den Charakter der Fortentwicklung der Faunen in der Zeitdimension zu verstehen. Cuviers Befunde betrafen in erster Linie die Veränderungen von Säugetierfaunen im Tertiär. Als die großen versteinerten Reptilien (zuerst überwiegend im Wasser lebende Formen) entdeckt wurden, erkannte man, daß sie in einem früheren Zeitalter gelebt hatten (das wir heute Mesozoikum nennen) als die Säugetiere. (Die Entdeckung eines jurassischen Säugetiers in der Nähe von Oxford in England rief daher große Bestürzung hervor.) Die Gesteine aus dem vorangehenden späten Paläozoikum enthielten die Versteinerungen von Fischen, und noch frühere Ablagerungen lediglich Wirbellose. Die hitzigen Auseinandersetzungen der Epoche galten der Ursache (im Sinne des Schöpfungsdogmas) der Progression, einschließlich der Frage, welche Typen „niedriger“ und welche „höher“ seien, und ob der Mensch der Endpunkt der fortschreitenden Entwicklung sei oder nicht. Jeder Autor hatte seine eigenen Vorstellungen. Louis Agassiz und einige seiner Anhänger hatten die sonderbare Vorstellung, jede neue Schöpfung (nach der jeweils vorausgegangenen Katastrophe) spiegele Gottes gegenwärtiges Konzept von seiner Schöpfung wider und die Aufeinanderfolge der Faunen verkörpere die allmähliche Reifung des Schöpfungsplanes in Gottes Geist. Er erkannte gar nicht, welch eine Blasphemie diese Auslegung eigentlich war, legte sie doch den Gedanken nahe, Gott habe jedes Mal eine unvollkommene Welt geschaffen und sie daher völlig zerstört, um das nächste Mal bessere Arbeit zu leisten, doch sei ihm dies, bis zu seiner neuesten Schöpfung, immer wieder mißlungen.

Lyell und der Uniformitarianismus

Seit Generationen vertreten die englischen Historiker die These, daß, wie T. H. Huxley zuerst behauptet hat, „die Doktrin des Uniformitarianismus, auf die Biologie angewandt, zwangsläufig zur Evolution führt“. Da Charles Lyell der erste große Vertreter des Uniformitarianismus war [9], zog man den Schluß, Darwins Evolutionsdenken sei unmittelbar von Lyell abgeleitet. Wie zweifelhaft diese Behauptung ist, wird deutlich, wenn man sich klarmacht, wie heftig der Uniformitarianer Lyell den Evolutionsgedanken bekämpfte. Erst in der jüngsten Zeit haben Hooikaas, Cannon, Rudwick, Mayr, Simpson und andere auf die Schwäche von Huxleys Beweisführung hingewiesen. Nichtsdestoweniger waren die geologischen Argumente der zwanziger und dreißiger Jahre des 19. Jahrhunderts von fundamentaler Bedeutung für die Einstellung jener Biologen, die sich mit der Geschichte des Lebens auf der Erde auseinandersetzten. Zwar ist eine Erörterung des Uniformitarianismus in erster Linie für die Geologie von Belang, doch bildet sie eine unerläßliche Voraussetzung, wenn man die Geburt von Darwins evolutionären Ideen behandeln will.

Die Ausdrücke „Uniformitarianismus“ und „Katastrophismus“ wurden von dem britischen Philosophen William Whewell 1832 in einer Rezension von Lyells *Principles of Geology* geprägt. Sie bezogen sich auf zwei gegensätzliche Schulen in der Geologie. Tatsächlich waren diese beiden Termini recht irreführend, da die Hauptfrage nicht das Auftreten (oder nicht) von Katastrophen war, sondern vielmehr, ob Befunde der Geologie die Hutton-Lyellsche Theorie von einer in einem Fließgleichgewicht befindlichen Welt oder aber die direktionalistische Theorie der meisten anderen Geologen einschließlich Progressionisten und Katastrophisten bestätigten. Die Hauptthese der Direktionalisten besagte, das Leben auf der Erde habe sich im Verlauf der geologischen Zeit beständig geändert. Dies war ein relativ neues Konzept, war es doch das Resultat von Cuviers Fossilienfunden im Pariser Becken und von anderen relativ neuen Entdeckungen, denen zufolge (1) aufeinanderfolgende geologische Horizonte häufig drastisch verschiedene Faunen aufweisen, (2) diese meistens durch scharfe Lücken voneinander getrennt sind und (3) die unteren (älteren) Faunen zum großen Teil oder völlig aus ausgestorbenen Typen bestehen. Außerdem besagte dieses Konzept, daß diese Veränderungen, aus der Sequenz Wirbellose-Fische-Reptilien-Säugetiere zu schließen, progressiv seien. Die Existenz einer progressiven Reihenfolge wurde auch durch die botanische Stratigraphie Adolphe Brongniarts bestätigt, der zwischen drei Zeitaltern unterschied: deren erstes (Karbon und Perm) durch primitive Kryptogamen, das zweite (Mesozoikum) durch Gymnospermen (und eine begrenzte Zahl von Kryptogamen) und das dritte (Tertiär) durch die beginnende Dominanz der Angiospermen gekennzeichnet ist. Die „höchsten“ Typen sowohl bei den Tieren als auch im Pflanzenreich traten in der Erdgeschichte als letzte auf. Lyell leugnete die Existenz einer solchen Progression bzw., wenn er sie zugab, so erklärte er sie als Teil eines Zyklus, der schließlich wieder umgekehrt verlaufen würde (Ospovat, 1977).

Mit dem Ausdruck „Uniformitarianismus“ bezeichnet man eine noch komplexere Gruppe von Theorien als mit dem Wort „Katastrophismus“. In der Tat enthält der Terminus ein Bündel von mindestens sechs Konzepten oder Kausalitäten.

In Tabelle 1 wird versucht, die deutlichsten Unterschiede zwischen den gegensätzlichen Lagern aufzuzeigen. Wie Tabelle 2 zeigt, vertrat Lyell in allen Fällen außer einem die Alternative *a*; bei den Katastrophisten aber findet man verschiedene Kombinati-

Tabelle 1. Komponenten des Uniformitarianismus

Phänomen oder Prozeß	Uniformitarianische Sicht	Katastrophistische oder direktionalistische Sicht
1. Theologische Aspekte der Ursachen (natürliche oder übernatürliche)	a) Naturalistisch (selbst wenn ursprünglich göttlich, nunmehr immer durch sekundäre Ursachen bedingt) b) Im großen und ganzen naturalistisch, gesteht aber gelegentlich göttliche Eingriffe zu	c) gesteht immer eine unmittelbare Intervention Gottes zu
2. Ursachen in der geologischen Zeit (Aktualismus)	a) Dieselben Ursachen (physikalische Gesetze) waren zu allen Zeiten wirksam	b) In der frühen Erdgeschichte waren andere Ursachen wirksam
3. Intensität der verursachenden Kräfte	a) Immer mit derselben Intensität wie gegenwärtig	b) unregelmäßig, variierte mit der geologischen Zeit c) stetig abnehmend mit der geologischen Zeit
4. Konstellationsbedingte Ursachen („configurational causes“)	a) zu allen Zeiten dieselben	b) in bestimmten früheren geologischen Zeitaltern verschieden
5. Veränderungsrate (Gradualismus)	a) Viele allmähliche, aber einige recht drastische saltationistische	b) viele wahrhaft katastrophenartige Veränderungen
6. Gerichtete Veränderung der Welt (Direktionalismus)	a) abgelehnt; die Welt befindet sich immer in einem Fließgleichgewicht, sie verändert sich höchstens zyklisch	b) ja, die Welt verändert sich im Laufe der Geschichte in mehr oder weniger gerichteter Weise

nen der verschiedenen Alternativen. Interessanterweise scheint mir Darwin in seinem Paradigma Lamarck nähergestanden zu haben als Lyell. Ich muß den Leser jedoch warnen, daß meine Anordnung etwas subjektiv ist und daß andere Zuordnungen möglich sind.

Ogleich die meisten der sechs Komponenten des Uniformitarianismus, die hier unterschieden werden, in erster Linie nur für Geologen von Interesse sind, mag es zur Erklärung der in Tabelle 1 verwandten Kategorien angebracht sein, ein paar Worte über sie zu sagen.

Tabelle 2. Befürworter und Gegner des Evolutionismus und ihre Übernahme verschiedener Komponenten des Uniformitarianismus

Autor	Komponenten des Uniformitarianismus					
	1	2	3	4	5	6
Lyell	b	a	a	a	a	a
Darwin	a	a	a	?b	a	b
Lamarck	a	a	?b	b	a	b
Agassiz	c	a	?b	b	b	b

Durchgezogene Linien: Darwin und Lamarck stimmen überein gegen Lyell

Gestrichelte Linien: Darwin und Lyell stimmen überein gegen Lamarck

1. *Naturalismus*. Die Beteiligten an der Kontroverse waren ausnahmslos gläubige Christen und sie stimmten lediglich in einer einzigen Frage nicht überein: dem Ausmaß, in dem ihren Vorstellungen zufolge Gott in den Ablauf seiner Welt eingriff. In beiden Lagern gab es einige, die der Ansicht waren, nach Abschluß der Schöpfung seien nur noch sekundäre Ursachen wirksam. Es lag auf der Hand, daß alle Schöpfungen, ob nun ein einziger ursprünglicher Schöpfungsakt oder viele Schöpfungen nach jeder Katastrophe, das unmittelbare Werk des Schöpfers waren. Für Lyell waren alle geologischen Prozesse auf der Welt das Resultat sekundärer Ursachen, so daß es nicht erforderlich war, übernatürliche Eingriffe heranzuziehen. Lyells Kritiker warfen ihm vor, er wende dieses Prinzip nicht konsequent auf das Auftreten neuer Arten an, d. h. auf einen Prozeß, der, so sehr Lyell dies auch leugnete, alle Merkmale eines ad hoc Schöpfungsaktes hatte.

2. *Aktualismus*. Dieses Prinzip besagt, daß während der ganzen geologischen Zeit dieselben Ursachen (physikalische Gesetze) wirksam waren, da die immanenten Merkmale der Welt immer dieselben geblieben sind. Die wichtigste Konsequenz dieses Postulats ist, daß es, wie Lyell im Untertitel seines Werkes *Principles of Geology* sagt, legitim ist, „die früheren Veränderungen der Erdoberfläche durch Bezugnahme auf heute wirksame Ursachen zu klären zu suchen“.

3. *Intensität der ursächlichen Kräfte*. Lyell und andere extreme Uniformitarianer postulierten, die Intensität der geologischen Kräfte sei zu allen Zeiten dieselbe, und für Fälle scheinbar stärkerer Intensität in gewissen Zeitaltern sei der Zeitfaktor verantwortlich. Nach Ansicht einiger seiner Gegner war aufgrund des Abkühlens der Erde eine ständig abnehmende Intensität geologischer Phänomene, etwa des Vulkanismus oder der Gebirgsbildung, zu verzeichnen. Es ist nicht ganz klar, ob bestimmte Autoren eine dritte Möglichkeit vertraten oder nicht, nämlich die einer irregulären Zu- oder Abnahme der Intensität geologischer Phänomene.

4. *Konstellationsbedingte Ursachen*. Der von Simpson (1970) eingeführte Ausdruck „configurational causes“ bezieht sich auf die Möglichkeit, daß verschiedene Konstellationen derselben Faktoren drastisch verschiedene Resultate hervorbringen können. Diese Möglichkeit war von den konventionellen Uniformitarianern völlig übersehen worden. In diese Kategorie fallen die Veränderung der Erdatmosphäre von einer reduzierenden zu einer oxidierenden Beschaffenheit, das unregelmäßige Auftreten von Eiszeiten sowie alle Effekte der Plattentektonik auf die Größe der Landmassen und die Ausdehnung seichter Festlandsockel sowie schließlich das Ausmaß des Vulkanismus. Infolgedessen spiegeln die heute herrschenden physikalischen Bedingungen auf der Erde nicht notwendigerweise genau die in früheren Phasen der Erdgeschichte herrschenden Gegebenheiten wider. Ein Problem wie der Ursprung des Lebens war unlösbar, solange man nicht die umstandsbedingten Kräfte berücksichtigte. Lyell akzeptierte eine dieser „configurational causes“, nämlich den Effekt der veränderten Position von Landmassen auf das Klima (Ospovat, 1977).

5. *Gradualismus*. Vor Aufstellen der Katastrophentheorien gingen die meisten Autoren davon aus, daß sich historische Veränderungen auf der Erdoberfläche allmählich vollzogen hatten. Dies war die Meinung von Leibniz, Buffon (zum Teil), Lamarck und den meisten der sogenannten Vorläufer Darwins. Nach Entdeckung der Häufigkeit stratigra-

phischer Einschnitte wurde es schwieriger, diesen Grundsatz zu vertreten. Das größte Verdienst von Lyells Uniformitarianismus war, daß er, ungeachtet der neuen Befunde, weiterhin das Allmähliche geologischer Veränderungen betonte. Sowohl Lyell als auch später Darwin waren sich darüber im Klaren, daß Erdbeben und Vulkanausbrüche recht drastische Wirkungen haben konnten, daß sie aber dennoch um mehrere Größenordnungen kleiner waren als die von einigen Geologen postulierten Katastrophen. Allerdings hat die moderne geologische Forschung gezeigt, daß bestimmte Ereignisse in der zurückliegenden Erdgeschichte tatsächlich die Größenordnung von Katastrophen hatten (Baker, 1978; Alvarez et al., 1980).

6. *Direktionalismus*. Lyell hatte von Hutton das Konzept einer in einem Fließgleichgewicht befindlichen Welt übernommen, das unter den vorsokratischen Philosophen so populär gewesen war: „Keine Spur eines Anfangs, keine Aussicht auf ein Ende“, wie Hutton es ausgedrückt hatte (1795). Lyells Gegner kamen zu dem Schluß, alles Belegmaterial weise auf eine gerichtete, wenn nicht gar progressive Komponente in der Geschichte der Erde hin. Mehr als irgendeiner der anderen Punkte bezeichnete dieser den grundlegenden Unterschied zwischen den Ansichten Lyells und denen der sogenannten Katastrophisten (Rudwick, 1971; siehe aber Wilson, 1980).

Was verdankte Darwin dem Uniformitarianismus?

Neuere Untersuchungen deuten darauf hin, daß, so groß Darwins geistige Dankeschuld gegenüber Lyell auch gewesen sein mag, der Uniformitarianismus (in Lyells Sinne) eher ein Hindernis für die Entwicklung seiner Evolutionslehre gewesen ist als eine Hilfe [10]. Der Grundsatz des allmählichen Wandels (Gradualismus), Naturalismus und Aktualismus waren die vorherrschenden Konzepte von Buffon bis zu Kant und Lamarck gewesen. Das charakteristische Element an Lyells spezifischem Uniformitarianismus war seine Theorie einer in einem Fließgleichgewicht befindlichen (und zyklischen) Welt, und dies war mit einer Evolutionstheorie zweifellos unvereinbar.

Lyell war nicht nur Geologe; die *Principles of Geology* zeigen, wie gut er über biologische Fragen, einschließlich Biogeographie und Ökologie („Kampf ums Dasein“) informiert war. Wenn er von biologischen Dingen sprach, so sprach er als Fachmann; rückblickend jedoch hat ihn offensichtlich sein Schöpfungsglaube und Essentialismus in Konflikte und Widersprüche gestürzt.

Lyell hatte in erster Linie eine juristische Ausbildung erhalten und neigte bei seinen wissenschaftlichen Auseinandersetzungen dazu, ein extremes Bild, wenn nicht sogar eine Karrikatur, der konkurrierenden Standpunkte zu geben. So griff er gern einzelne Irrtümer in der Darstellung der Katastrophisten an und übersah dabei das ansonsten wesentliche Beweismaterial für gerichtete Veränderungen, das sie zusammentrugen, etwa den Fossiliengehalt in der geologischen Schichtenfolge.

Allem Anschein nach war er der Meinung, seine Gegner postulierten eine Fossilienabfolge strikt im Sinne der *scala naturae* und jubelte, da er annahm, dies sei durch die Entdeckung versteinerter Säugetiere bei Stonesfield in jurassischen Schichten (d. h. also „im Zeitalter der Reptilien“) widerlegt, ohne zu erkennen, daß es sich bei diesen um Triconodontier (ancestrale Säugetiere) handelte, die somit recht gut in eine gerichtete Reihenfolge paßten. Sehr zu recht lehnte er Lamarcks Theorie von einem inneren Perfek-

tionstrieb ab, doch übersah er, daß Lamarck noch einen zweiten Typ von Evolution postuliert hatte, nämlich eine kontinuierliche Anpassung an die in ständigem Wechsel befindliche Umwelt („circonstances“), die unausweichlich zu einem kontinuierlichen evolutionen Wandel führen würde. Für Lyell als Essentialisten ergäbe eine solch fortgesetzte Evolution keinen Sinn.

Lyells Schriften sind lange Zeit völlig falsch interpretiert worden. Der Grund dafür lag sowohl in T. H. Huxleys irriger Behauptung, Lyells Uniformitarianismus würde unweigerlich zum Darwinismus führen, als auch in Whewells irreführenden Ausdrücken „Uniformitarianismus“ und „Katastrophismus“. Lyells stetige Welt war keine absolut statische Welt, sondern eine Welt, die sich in ewigen Kreisläufen wandelte, in Kreisläufen, die mit den Bewegungen und klimatischen Veränderungen der Kontinente korreliert waren. Das Aussterben ergab sich notwendig aus der Tatsache, daß die sich ändernde Welt für bestimmte Arten ungeeignet wurde. Und natürlich mußten in einer in einem Fließgleichgewicht befindlichen Welt die verlorenen Arten durch die Entstehung („introduction“) neuer Arten ersetzt werden. Da der Verlust von Arten durch Aussterben und ihre Substituierung durch neu entstehende Arten in einem stetigen Rhythmus erfolgten, beharrte Lyell darauf, er folge streng uniformitarianischen Grundsätzen.

Allerdings war für die Geschichte des Evolutionismus nicht so sehr Lyells Uniformitarianismus von entscheidender Bedeutung, sondern vielmehr die Tatsache, daß er sich von Lamarcks vagen Spekulationen über Progression, wachsende Perfektion und andere Aspekte der „vertikalen Evolution“ abwandte und mit den konkreten Phänomenen der Arten selbst befaßte. Zu mannigfachen Problemen ökologischer Natur führte die Frage: Welches sind die Ursachen für das Aussterben von Arten? Als Darwin während und nach seiner Reise auf der *Beagle* Lyells *Principles of Geology* las, stieß er auf diese Frage und auf die andere: Wie entstehen die Arten, die die ausgestorbenen ersetzen? Durch die Lektüre von Lyells Schriften rückten diese Fragen in den Mittelpunkt von Darwins Forschungsprogramm.

Dieses Verhältnis Lyell–Darwin illustriert fast lehrbuchartig eine Relation, die unter Wissenschaftlern häufig ist. Es ist sozusagen das Gegenstück zu „Vorläufer“. Oft und sehr richtig ist gesagt worden, Lamarck sei zwar echter Evolutionist, aber doch nicht eigentlich ein Vorläufer Darwins gewesen. Darwin errichtete sein Gedankengebäude nicht auf der Grundlage von Lamarck; die Fundamente von Darwins Theorie stammen von Lyell. Doch kann man Lyell kaum als Vorläufer Darwins bezeichnen; denn Lyell war Essentialist, Anhänger der Schöpfungslehre und unnachgiebiger Anti-Evolutionist, sein gesamter Begriffsrahmen war mit dem Darwins unvereinbar. Und doch war er der erste, der die Aufmerksamkeit klar auf die entscheidende Rolle der Arten in der Evolution lenkte und damit Darwin diesen Weg gehen hieß, um das Problem der Evolution zu lösen; freilich geschah dies dann dadurch, daß er die von Lyell vorgeschlagenen Lösungen als falsch nachwies. Wie nennt man jemanden, der den Weg weist, obgleich er kein Vorläufer im traditionellen Sinne ist? Analog dazu wurde z. B. meine eigene Arbeit über geographische Speziation und den biologischen Artbegriff durch den Widerstand zu der von Goldschmidt (1940) vorgeschlagenen Lösung der Artbildung durch Systemmutationen angeregt. Es gibt unzählige Fälle in der Geschichte der Wissenschaft, in denen ein Pionier ein Problem aufwarf und zur falschen Lösung gelangte, damit aber den Gegnern den Weg zur richtigen Antwort wies.

Ich habe bereits bei früherer Gelegenheit (Mayr, 1972) den Komplex von Vorstellungen und Überzeugungen analysiert, der verhindert hat, daß sich der Evolutionsgedanke

früher durchsetzte. Er bestand aus der Naturtheologie und einem sehr buchstabenge-treuen Schöpfungsglauben sowie essentialistischen Überzeugungen. Paradoxerweise wurde es, je mehr die wissenschaftlichen Kenntnisse innerhalb dieses geistigen Rah-mens fortschritten, in immer stärkerem Maße notwendig, auf übernatürliche Erklärun-gen zurückzugreifen. Zum Beispiel zwang die von den Stratigraphen entdeckte Aufein-anderfolge von Faunen zur Aufgabe der Idee einer einzigen Schöpfung. Agassiz genierte sich nicht, fünfzig bis achtzig restlose Ausmerzungen alles Lebens auf der Erde und eine gleiche Zahl von Neuschöpfungen zu postulieren. Selbst ein so nüchterner und vorsich-tiger Mensch wie Charles Lyell erklärte häufig natürliche Phänomene mit Schöpfungs-akten. Damit nahm er die Fakten der Evolution aus dem Reich wissenschaftlicher Ana-lyse heraus. Denn natürlich ist bei der Schöpfung nichts unmöglich. „Schöpfung“, so sagte Lyell, „scheint Allmacht zu erfordern, daher können wir sie nicht erlassen“ [11].

Chambers' *Vestiges of the Natural History of Creation*

Nachdem Lyell in seinen *Principles of Geology* Lamarck vernichtend kritisiert hatte, schien die Evolutionslehre aus dem Denken der englischen Wissenschaftler mehr oder weniger verschwunden zu sein. Die Ablehnung war generell, sie reichte von Philoso-phen wie Whewell und Herschel bis hin zu Geologen, Anatomen und Botanikern. Es schien eine glückliche Zufriedenheit mit der naturtheologischen Weltansicht zu herr-schen, d.h. mit der Vorstellung einer von einem kundigen Baumeister geschaffenen Welt. In diese friedliche viktorianische Szene hinein explodierte im Jahre 1844 eine Bombe, die die gebildete Welt in England durch und durch aufrüttelte: die Veröffentli-chung der *Vestiges of the Natural History of Creation* [12]. Der Inhalt dieses Buches war derart ketzerisch, daß der Autor alle nur möglichen Vorsichtsmaßregeln getroffen hatte, um anonym zu bleiben. Jeder stellte Überlegungen darüber an, wer wohl der Verfasser sein mochte, und die Vermutungen reichten von Lyell und Darwin bis zum Prinzgemahl! Die Reaktion war im wahrsten Sinne des Wortes kolossal. Adam Sedgwick zum Bei-spiel, Woodwardian Professor für Naturwissenschaften in Cambridge und Präsident der Geological Society war derartig empört, daß er nicht weniger als vierhundert Drucksei-ten brauchte, um alle seine Einwände zu Papier zu bringen, von deren Ton ich nur eine kleine Kostprobe geben möchte: „Die Welt kann es nicht ertragen, auf den Kopf gestellt zu werden, und wir sind bereit, jegliche Verletzung unserer Prinzipien des Anstands und gesellschaftlicher Manieren bis aufs Messer zu bekämpfen . . . Es ist unsere Maxime, daß die Dinge ihren richtigen Platz behalten müssen, wenn sie zu irgendeinem Guten zusam-menwirken sollen . . . wenn unsere herrlichen Mädchen und Frauen ihre Finger nicht mit dem schmutzigen Messer des Anatomen besudeln dürfen, so dürfen sie ebensowenig die Fäden freudiger Gedanken und bescheidener Gefühle dadurch vergiften, daß sie den Verführungen dieses Autors lauschen, der mit . . . einer falschen Philosophie . . . vor sie hintritt“. Bei einer solchen Reklame war es kein Wunder, daß sich die *Vestiges* so großar-tig verkauften, daß zwischen 1844 und 1860 elf Auflagen nötig waren, und daß die Ver-käufe in den ersten zehn Jahren nach Erscheinen (24 000 Exemplare) bei weitem die von Lyells *Principles of Geology* oder Darwins *Origin of Species* (9 500) für den vergleichbaren Zeitraum übertrafen.

Die Identität des Autors wurde erst nach seinem Tod im Jahre 1871 enthüllt. Es stell-te sich heraus, daß es Robert Chambers war, der bekannte Herausgeber der *Chambers'*

Encyclopedia und Autor vieler populärer Bücher und Aufsätze. Obgleich Chambers umfassend belesen und gut informiert war, war er doch ein Laie, mit allen Nachteilen, die dieser Ausdruck impliziert. Und doch war er in der Lage, den Wald zu sehen, wo alle großen britischen Wissenschaftler seines Zeitalters (mit Ausnahme Darwins, der jedoch nicht publizierte) nur Bäume sahen. Sonderbarerweise war es eher Deismus als Atheismus, der Chambers veranlaßt hatte, eine Evolution zu postulieren. Wenn man die Wahl zwischen zwei Theorien hat, sagte er, zwischen einer, die sich auf fortwährende Neuschöpfungen stützt, und einer, die sich auf das Wirken allgemeiner, vom Schöpfer eingesetzter Gesetze beruft, „so ist die letztere bei weitem vorzuziehen, weist sie doch auf eine viel erhabeneren Auffassung von der göttlichen Macht und Würde hin als die andere“. Da in der anorganischen Natur nichts besteht, „das nicht durch die Wirksamkeit der gewöhnlichen Kräfte der Natur erklärt werden kann“, warum nicht „die Möglichkeit“ in Betracht ziehen, „daß Pflanzen und Tiere ebenfalls auf natürliche Weise erzeugt worden sind?“ Er weist den Gedanken zurück, Ursprung und Entwicklung des Lebens lägen außerhalb des Bereichs unserer Forschungskapazität. „Ich bin gänzlich abgeneigt, mir vorzustellen, daß es in der Natur irgendetwas gibt, das zu untersuchen wir aus irgendeinem Grunde unterlassen sollten ... und bin sicher, daß unsere Vorstellung von dem göttlichen Urheber der Natur niemals durch irgendeine zusätzliche Einsicht in seine Werke und Wege verletzt werden könnte.“

Das Resultat seiner Untersuchungen ist „das Prinzip der fortschreitenden Entwicklung als die einfachste Erklärung – als eine Erklärung, die langsame und allmähliche Bewegung einschließt, wie wir sie gewöhnlich in der Natur antreffen – als eine Erklärung, die sich an die Naturwissenschaft wendet und mit ihr verbündet statt auf einer dogmatischen Prämisse der Ignoranz zu beruhen“. Aus dem verfügbaren Beweismaterial folger- te Chambers zwei Dinge sehr klar:

1. daß sich die Fauna der Welt in der geologischen Zeit fortentwickelt hatte, und
2. daß die Veränderungen langsam und allmählich erfolgt und keineswegs mit irgendwelchen katastrophenartigen Ereignissen in der Umwelt verknüpft waren.

Zwar machte Chambers einige geringschätzige Bemerkungen über Lamarck, doch war seine These in vielerlei Hinsicht identisch mit Lamarcks ursprünglicher Theorie: einer allmählichen Vervollkommenung von Entwicklungslinien. Mit Ausnahme der Tatsache, daß er ebenfalls eine Evolution postulierte, war er keinesfalls ein Vorgänger Darwins.

Chambers ordnete seine Beweise folgendermaßen an:

1. Die Fossilienfunde zeigen, daß die ältesten Schichten keine organischen Überreste enthalten; dann folgt ein Zeitalter der wirbellosen Tiere; als nächstes eine Periode, während der die Fische die einzigen existierenden Wirbeltierformen waren; darauf eine Zeit, in der Reptilien auftreten, aber noch keine Vögel oder Säugetiere, und so weiter.
2. In allen Hauptordnungen der Tiere gibt es ein Fortschreiten vom Einfachen zum Komplexen; „die höchsten und typischsten Formen wurden immer zuletzt erreicht“.
3. Wie das Studium der vergleichenden Anatomie zeigt, hat jede größere Tiergruppe eine zugrundeliegende Einheit der Organisation.
4. Die Embryonen haben die Tendenz, Stadien zu durchlaufen, die ihren primitiveren Verwandten ähneln; das geht aus den Arbeiten von von Baer hervor.

Obwohl Chambers Abhandlungen voller Fehler und falscher Vorstellungen sind, verrät er bei seiner Beweisführung eine Menge gesunden Menschenverstand, der in den Schriften der zeitgenössischen Gegner der Evolution in trauriger Weise fehlt. Bei seiner Analyse der Argumente des Paläontologen Pictet, zu jener Zeit noch ein Gegner der Evolution, rief Chambers aus: „Wir können uns nur wundern, daß ein fachlich so gut beschlagener Mensch solche Schwierigkeit darin sehen kann, den Wandel der Fauna durch Naturgesetz zu akzeptieren“.

Was Chambers wirklich getan hatte, war die Anwendung der Prinzipien des Uniformitarianismus auf die organische Natur. Die Hierarchie der Tiere in einem natürlichen System war für ihn ohne Sinn, solange man nicht den Evolutionsgedanken annahm. Hier, wie auch bei der Erörterung der Fossilienfunde, waren seine Argumente denen Darwins in *Origin of Species* bemerkenswert ähnlich. Wie auch Darwin betonte er ständig aufs neue, wie viele Erscheinungen, etwa rudimentäre Organe, sich als Produkt der Evolution erklären ließen, im Sinne spezieller Schöpfungsakte aber keinen Sinn ergäben. Angesichts all dieses Beweismaterials „machte sich der Autor die Lehre Fortschreitender Entwicklung als einer hypothetischen Geschichte der organischen Schöpfung zu eigen“.

Dies alles klingt sehr vernünftig, und doch wurde Chambers von seinen Kritikern, unter ihnen den hervorragendsten britischen Wissenschaftlern seiner Zeit, unbarmherzig verrissen. T. H. Huxley zum Beispiel schrieb eine dermaßen vernichtende Rezension, daß er es anscheinend später selbst bedauerte. Es war den Kritikern ein leichtes zu zeigen, daß die von Chambers vorgeschlagenen Evolutionsmechanismen absurd waren. Er stützte sich auf das universelle und häufige Vorkommen von Urzeugung. Einer der Bausteine seiner Theorie war die Rekapitulation, und das gesamte Konzept der fortschreitenden Entwicklung beruhte auf einer Analogie mit der Ontogenie eines Individuums („generation“). Wie viele Dilettanten, war Chambers unvorstellbar leichtgläubig und untermauerte seinen Glauben an die Urzeugung mit volkstümlichen Mythen aller Art. Doch hier und da finden sich einige außerordentlich scharfsinnige Vermutungen. Zum Beispiel gab er zu, daß es vielleicht heute keine Urzeugung mehr gäbe. Einer der Gründe dafür könne sein, daß sie „ein Phänomen ist“, das „so ausdrücklich und so ausschließlich von den Gegebenheiten abhängig ist, und daß, da diese vorübergehend waren, die Resultate ebenfalls vorübergehend waren“. Dies ist natürlich heute die allgemein angenommene Erklärung für die Bedingungen zur Zeit der Entstehung des Lebens.

Zwar war Chambers in England der einzige prä-darwinsche Evolutionist des 19. Jahrhunderts, doch ist er eine bei weitem zu unbedeutende Figur, als daß seine weitere Erörterung hier gerechtfertigt wäre. Aber er bekehrte eine Reihe von Leuten zum Evolutionsdenken: Am wichtigsten war A. R. Wallace; Herbert Spencer wurde allem Anschein nach ebenfalls von ihm beeinflusst. In Deutschland machte er den Philosophen Arthur Schopenhauer zu einem überzeugten Anhänger des Evolutionsdenkens und in den USA den Dichter und Essayisten Ralph Waldo Emerson. Es war ohne Zweifel Chambers' Verdienst, daß sich viele Leute an den Evolutionsgedanken gewöhnten. Sogar Darwin gab zu: „Dennoch hat sie [die Veröffentlichung der *Vestiges*] meines Erachtens große Dienste geleistet, indem sie in diesem Land die Aufmerksamkeit auf den Gegenstand lenkte und Vorurteile zerstreute.“ Für Darwin war dieses Buch aus dem zusätzlichen Grunde wertvoll, daß die Kritik an ihm Darwin mit dem Standardkatalog von Einwänden gegen die Evolution bekanntmachte, die zu beantworten er sich in seinem Werk *Origin of the Species* sehr sorgfältig bemühte.

Der Wissenschaftshistoriker kann aus den *Vestiges of the Natural History of Creation* zwei weitreichende Verallgemeinerungen ableiten. Erstens, daß Chambers, ein unwissender Laie, ein komplexes Phänomen recht klar sah, während all die weit besser qualifizierten Spezialisten seiner Zeit sich durch scheinbare Diskrepanzen ablenken ließen (mit Ausnahme Darwins, der seine Ergebnisse jedoch zwanzig Jahre lang für sich behielt). Zweitens, daß Chambers den Evolutionsvorgang recht gut sah und beschrieb, obgleich seine Erklärungen nicht nur falsch, sondern oft auch definitiv kindisch waren. Die oft vorgebrachte Behauptung, man könne keine wissenschaftliche Theorie entwickeln, solange man nicht auch die Erklärung erarbeitet habe, gilt eindeutig nicht. Darwin ist ein weiteres Beispiel dafür. Er postulierte uneingeschränkte genetische Variabilität und machte sie zur Grundlage seiner Theorie der natürlichen Auslese, obgleich alle seine Überlegungen zur Vererbungstheorie restlos falsch und unzureichend waren.

Am überraschendsten an Chambers war vielleicht seine Einzigartigkeit auf der britischen Szene. Er hatte fast nur Gegner, lediglich Owen stand ihm nicht ganz und gar negativ gegenüber (Millhauser, 1959, S. 202). In der Tat waren alle angesehenen britischen Wissenschaftler zu jener Zeit offen gegen die Evolution eingestellt, und zwar nicht nur Naturtheologen wie Buckland, Sedgwick und Whewell, sondern auch Darwins Freunde Lyell, Hooker und Huxley. Obgleich sich immer mehr Beweismaterial zugunsten der Evolution ansammelte, wie Lovejoy überzeugend nachgewiesen hat, war der Zeitgeist in England so stark gegen eine Evolution, daß kein Naturforscher sie ernsthaft in Betracht zog. Um dieses Meinungsklima zu ändern, bedurfte es einer substantiell untermauerten Anstrengung, nicht der dilettantischen Studien eines Liebhabers wie Chambers, und dies kam erst im Jahre 1859.

Spencer

Herbert Spencer wird oft zitiert, als habe er eine Evolutionstheorie vorgeschlagen und damit Darwin vorweggenommen, doch an dieser Behauptung ist wenig Wahres [13]. Für Spencer war die Evolution ein metaphysisches Prinzip. Wie nichtssagend seine Theorie war, geht aus seiner Definition deutlich hervor: „Evolution ist eine Integration von Materie und die gleichzeitige Dissipation von Bewegung, in deren Verlauf die Materie von einer unbestimmten, inkohärenten Homogenität in eine bestimmte, kohärente Heterogenität übergeht, und während der die beibehaltene Bewegung eine parallele Transformation durchmacht“ (1870, S. 396). Die Betonung von Materie, Bewegung und Kräften in dieser und anderen Erörterungen der Evolution ist ein typisches Beispiel für eine unangebrachte physikalistische Interpretation letzter Ursachen in biologischen Systemen, wie sie im 18. Jahrhundert üblich war; mit wirklicher Biologie hat das nichts zu tun. Das wenige, was Spencer 1852 von Biologie wußte, als er sein erstes Essay über Evolution publizierte, fußte auf Chambers' *Vestiges* und Lyells Widerlegung von Lamarck. Wie Chambers, so leitete auch Spencer seinen Evolutionsbegriff von einer Analogie zur ontogenetischen Entwicklung ab, d.h. zum Wachstum des individuellen Organismus. Er übertrug dieses Konzept von den teleonomischen Erscheinungen der Ontogenese auf ein teleologisches Prinzip, das alles im Universum beeinflußt. Dies veranlaßte ihn, die Grundsätze des Fortschritts von Condorcet und anderen Philosophen der Aufklärung auf die Biologie anzuwenden.

Spencers Ideen trugen nichts Positives zu Darwins Denken bei; sie wurden im Gegenteil in der Folgezeit zu einer Quelle beträchtlicher Verwirrung. Von Spencer stammte

der Vorschlag, natürliche Auslese durch den Ausdruck „survival of the fittest“ („Überleben des Geeignetsten“) zu ersetzen, den man so leicht für eine Tautologie hält. Es war ebenfalls Spencer, der zum Hauptvertreter der Bedeutung der Vererbung erworbener Eigenschaften in England wurde (in seiner berühmten Kontroverse mit Weismann)[14]. Am schlimmsten von allem war: Spencer wurde der Hauptförsprecher einer Gesellschaftstheorie auf der Grundlage eines brutalen Kampfes ums Dasein, die man irreföhrhend als Sozialdarwinismus bezeichnet hat (Hofstadter, 1944).

Es wäre völlig gerechtfertigt, Spencer in einer Geschichte der biologischen Ideen völlig zu übergelien, da seine positiven Beiträge gleich Null waren. Da seine Vorstellungen jedoch einigen falschen populären Auffassungen viel näher standen als die Darwins, hatten sie einen entscheidenden Einfluß auf Anthropologie, Psychologie und Sozialwissenschaften. Für die meisten Autoren in diesen Zweigen bedeutete noch mehr als ein Jahrhundert nach Darwin das Wort „Evolution“ einen notwendigen Fortschritt in Richtung auf ein höheres Niveau und eine größere Komplexität, hatte also die Bedeutung, die es für Spencer und nicht für Darwin gehabt hatte. Dies muß mit allem Nachdruck gesagt werden, um eine sehr hartnäckige Mythe ein für allemal auszuräumen. Leider gibt es immer noch einige Sozialwissenschaftler, die diese Spencersche Denkweise Darwin zuschreiben.

Deutschland

Das Erscheinen des Evolutionismus ging in Deutschland aus mehreren Gründen grundlegend anders vor sich als in Frankreich oder England. Die Naturtheologie hatte in Deutschland ihren Höhepunkt bereits im 18. Jahrhundert unter dem Einfluß von Christian Wolff und Hermann Samuel Reimarus erlebt, und war weitaus deistischer gewesen als die „interventionistische“ Naturtheologie der Engländer. Statt die Naturtheologie zu kultivieren, erlebte Deutschland von Herder bis in die vierziger Jahre des 19. Jahrhunderts eine fruchtbare Epoche der Romantik. Dies war eine optimistische Bewegung, die überall Entwicklung und Verbesserung, ein Streben zu höheren Stadien der Vervollkommenung sah und somit Ideen förderte, die von der *scala naturae* und von dem unter den Philosophen der Aufklärung so beliebten Fortschrittsbegriff abgeleitet waren. Aus dieser Bewegung entstand ein besonderer Zweig der Philosophie, die Naturphilosophie. Man ist sich vielleicht immer noch nicht ganz darüber klar, in welchem Ausmaß verschiedene romantische Bewegungen, insbesondere die Naturphilosophie, eine Rebellion gegen den Reduktionismus und die Mechanisierung des Newtonschen Weltbildes waren. Niemand hat dies deutlicher gezeigt als Goethe in seinen vielen Schriften, insbesondere in seiner *Farbenlehre*. Das Reduzieren aller Phänomene und Vorgänge der organischen Welt auf Bewegungen und Kräfte oder auf Wärme und Schwerkraft war für die meisten Naturforscher sehr zu recht inakzeptabel. Sie schlugen daher zahlreiche Alternativen vor. Zum Beispiel konnten sie auf die Naturtheologie zurückgreifen und alles im Sinne von Schöpfung und Planung erklären. Diejenigen, die sich bei ihrer Erklärung der Naturerscheinungen nicht auf Gott berufen wollten, entwickelten ein neues Bild der Natur, das stark von Leibniz beeinflusst war, Qualität, Entwicklung und Einzigartigkeit betonte und gewöhnlich eine finalistische Komponente besaß. Die Überspanntheiten von Schelling und Oken hätten nicht mit so viel Enthusiasmus aufgenommen werden kön-

nen, wenn nicht das Mißvergnügen an der „herzlosen“ Mechanisierung der Newton-Anhänger so weit verbreitet gewesen wäre. Die Naturphilosophie war weitgehend eine Reaktion auf eine naive mechanistische Interpretation komplexer organischer Erscheinungen, die einer einfältigen physikalistischen Auslegung völlig verschlossen waren. Da die bekanntesten Vertreter der Naturphilosophie, Schelling, Oken und Carus, letztlich alle Essentialisten waren, waren sie außerstande, eine Theorie der gemeinsamen Abstammung zu entwickeln. Doch sprachen sie alle viel über Entwicklung, womit sie den einen oder den anderen von zwei recht verschiedenen Prozessen meinten: entweder das Entfalten einer prä-existenten Möglichkeit (statt einer Veränderung des Typus selbst) oder andernfalls einen saltationistischen Ursprung neuer Typen entweder durch Urzeugung aus unbelebtem Material oder aus bereits bestehenden Typen. Ein großer Teil dieser Literatur, insbesondere die Schriften Okens, ist phantastisch, wenn nicht absurd. Die meisten Schlußfolgerungen beruhen auf Analogien, und zwar auf lächerlich weit hergeholten Analogien.

Es ist außerordentlich schwierig, ein Urteil über diese Literatur und ihren nachwirkenden Einfluß abzugeben. Einige Historiker kamen zu dem Ergebnis, sie habe das Aufkommen des Evolutionsgedankens in Deutschland verzögert; in den Augen anderer bereite sie den Boden für diese neue Philosophie vor und war ihr zu verdanken, daß Darwin und die Evolution in Deutschland bereitwilliger aufgenommen wurden als in anderen Ländern. Eins ist gewiß: es besteht ein bemerkenswerter Gegensatz zwischen Deutschland und England vor Darwin. Während in England nicht ein einziger angesehener Wissenschaftler von der Evolution überzeugt war, war diese Überzeugung in Deutschland weitverbreitet. Der Embryologe von Baer schrieb 1876, er habe sich in seinem Werk aus dem Jahre 1828 „nachdrücklich gegen die damals vorherrschende Transformationstheorie geäußert“ (S. 241). 1834 wiederholte er, er könne „keine Wahrscheinlichkeit entdecken, daß sich alle Tiere durch Transformation voneinander entwickelt hätten“, obgleich er an anderen Stellen in der gleichen Vorlesung zustimmend von der von Buffon und Linnaeus zuvor entwickelten Idee sprach, derzufolge die Arten einer Gattung „sich aus einer gemeinsamen ursprünglichen Form entwickelt haben können“ [15].

J. F. Meckel (1781–1833) widmete eine beträchtliche Zahl von Seiten seines großen Handbuchs der vergleichenden Anatomie (1821, S. 329–350) dem Gegenstand der Evolution, insbesondere dem Ursprung neuer Arten. Er führt vier mögliche Mechanismen auf:

1. häufiges Auftreten von Urzeugung;
2. innerer Veränderungstrieb;
3. direkter Einfluß der Umwelt und
4. Hybridisierung.

Am bemerkenswertesten an Meckels Darstellung ist, daß er völlig selbstverständlich davon ausgeht, die Evolution sei durch natürliche Prozesse bedingt, und zwar nimmt er dies so sicher an, daß er Gott oder die Schöpfung überhaupt nirgends erwähnt. Die Natur hat die Rolle Gottes übernommen. Welch ein krasser Unterschied zu der zeitgenössischen Atmosphäre in England!

Mehrere Historiker (z. B. Potonié, Schindewolf und Temkin) [16] haben die Namen zahlreicher früher deutscher Evolutionisten aus der Vergessenheit gerettet. Es ist, offen gesagt, schwierig, die Schriften von Kiemeyer, Tiedemann, Reinecke, Voigt, Tauscher,

Ballenstedt und anderen Autoren, die zwischen 1793 (Kielmeyer) und 1852 (Unger) veröffentlichten, gerecht zu beurteilen. Sie stellen eine seltsame Mischung aus brauchbaren und absurden Ideen dar. Häufig scheinen in ihnen Anklänge an die Schriften von Buffon, Herder, Lamarck, Geoffroy und Cuvier dazusein, aber die Quellen werden niemals erwähnt. Es würde eine sehr sorgfältige vergleichende Analyse erfordern, wollte man entscheiden, was an diesen Schriften wertvoll und originell ist. Da keiner dieser Autoren einen merkbaren Einfluß auf die nachfolgenden Jahrzehnte gehabt zu haben scheint, mag es fraglich sein, ob eine solche Analyse die Anstrengung wert wäre. In jedem Fall ist offensichtlich, daß diese Autoren mehr zum Genre von Chambers gehörten als zu dem Darwins.

Angesichts der allem Anschein nach weiten Verbreitung der evolutionären Vorstellungen während der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts in Deutschland ist es recht verblüffend, daß es vor diesem Hintergrund nicht zur Ausarbeitung einer substantiellen Evolutionstheorie durch auch nur einen einzigen deutschen Biologen gekommen ist. Das Rätsel wird noch größer, wenn man bedenkt, daß kein anderes europäisches Land zu jener Zeit über eine kompetentere Gruppe von Zoologen und vergleichenden Anatomen verfügte als Deutschland, unter ihnen Authenrieth, von Baer, Blumenbach, Burdach, Döllinger, Ehrenberg, Emmert, Heusinger, Kielmeyer, Leuckart, J. Müller, Pander, Rathke, Reichert, Rudolphi, Siebold, Tiedemann und Wiedemann. Die Gründe für dieses Versagen sind vielfach. Der wichtigste war, daß die deutsche Philosophie in jener Epoche stark vom Essentialismus beherrscht war und dies jedermanns Denken prägte. Verstärkt wurde das typologische Denken noch durch die Bewunderung für Cuvier, die in den Schriften einiger der hervorragenden vergleichenden Anatomen der Epoche deutlich zum Ausdruck kommt.

Ein zweiter Grund ist, daß der Evolutionismus der Naturphilosophen derart spekulativ und gleichzeitig so steril war, daß er eine heftige Reaktion provozierte und die besten Zoologen dazu veranlaßte, sich auf solide deskriptive Arbeit zu konzentrieren, wie dies in den Schriften von Leuckart, Ehrenberg, Müller und Tiedemann der Fall war. Diese Reaktion ging so weit, daß in den fünfziger Jahren des 19. Jahrhunderts, als Weismann Student war, der Evolutionismus an seiner Universität niemals erwähnt wurde. Die große Aufregung, die es in den zwanziger Jahren um die Evolution gegeben hatte, war inzwischen in Vergessenheit geraten.

Diese Absage an die Spekulation wurde durch zwei zusätzliche Überlegungen verstärkt. Je mehr die Naturforscher die Natur studierten, um so mehr waren sie von der Universalität wunderbarer Anpassungen beeindruckt. Da der mechanistische Geist der Epoche keine teleologische oder übernatürliche Erklärung dieser Erscheinungen erlaubte, war man gezwungen, dem Beispiel von Kants *Kritik der Urteilskraft* folgend, eine agnostische Haltung einzunehmen. Schließlich waren die dreißiger, vierziger und fünfziger Jahre des 19. Jahrhunderts eine Periode beispielloser Entwicklungen in der experimentellen Biologie, der Physiologie, Zytologie und Embryologie. Infolgedessen widmeten die führenden deutschen Biologen der Zeit alle ihre Anstrengungen dem Studium funktionaler Prozesse. Hier konnten sie mit Erfolg die erklärenden Modelle anwenden, die von den exakten Wissenschaften populär gemacht worden waren und die, auf die Evolution angewandt, völlig ungeeignet gewesen wären. Ein Wiederaufleben des Evolutionismus konnte nicht aus den Laboratorien kommen; es mußte, wie dies in England geschah, von Erforschern natürlicher Populationen und Arten ausgehen. Leider waren Deutschlands führende junge Naturforscher, Kuhl und Boie, in Ostindien tropischen

Krankheiten zum Opfer gefallen, andere, wie Illiger, waren in jungem Alter an Tuberkulose gestorben (Stresemann, 1975).

Dennoch war, ungeachtet der Bemerkung Weismanns, der Evolutionismus in Deutschland in der Mitte des 19. Jahrhunderts nicht völlig tot. Bronn (Schumacher, 1975) schrieb mehrere Aufsätze über Evolution, lehnte diese aber letzten Endes ab. Hermann Schaaffhausen (1816–1893), Mitentdecker des Neanderthalschädels (Temkin, 1959) stellte fest: „Die Unveränderlichkeit der Art, die von den meisten Forschern als ein Naturgesetz betrachtet wird, ist nicht erwiesen, denn es gibt keine bestimmten und unveränderlichen Kennzeichen der Art, und die Grenze zwischen Art und Abart ist schwankend und unsicher. ... [Es] erscheint die ganze Schöpfung als eine durch Fortpflanzung und Entwicklung zusammenhängende Reihe von Organismen“. Er verwirft insbesondere das Argument, die lebenden Tiere hätten nicht von denen früherer Perioden abstammen können, denn es ließe sich heute keine Transformation von Arten beobachten. Da eine solche Transformation „Hunderttausende von Jahren“ erfordert, erklärt Schaaffhausen, wäre es unrealistisch zu erwarten, daß man sie unmittelbar beobachten könne.

Unger

Kaum ein anderer unter Darwins vielen Vorläufern verdient mehr Erwähnung als der Wiener Botaniker Franz Unger (1800–1870). In seiner Schrift *Versuch einer Geschichte der Pflanzenwelt* (1852) widmet er ein besonderes Kapitel der Evolution, und zwar unter dem Titel „Ursprung der Pflanzen, ihre Vervielfältigung und Entstehung differenter Typen“. Er stellt fest, daß die einfacheren Wasser- und Meerespflanzen den komplexeren Pflanzen vorausgingen:

In dieser Meeresvegetation aus Thallophyten, namentlich aus Algen bestehend, wäre demnach der wahre Keim sämtlicher in der Zeit nach und nach hervorgetretener Pflanzenformen zu suchen. Es unterliegt keinem Zweifel, daß der auf dem Erfahrungswege bis hieher verfolgte Ursprung der Pflanzenwelt theoretisch noch weiter verfolgt werden kann, und daß man zuletzt wohl gar auf eine Urpflanze, ja noch mehr auf eine Zelle gelangt, die allem vegetabilischen Sein zum Grunde liegt.

Wie diese Pflanze oder vielmehr Zelle endlich entstand, ist uns sicherlich noch mehr verborgen als ihre Existenz selbst. So viel aber ist gewiß, daß sie ... den Ursprung alles organischen Lebens bezeichnen und daher der wahre Träger aller höheren Entwicklung erscheinen muß (S. 340).

Und er fährt fort, daß man auf den ersten Blick eine Konstanz der Arten erwarten würde, da die Eltern immer Nachkommen ihrer eigenen Art erzeugen. Doch dann wäre es nötig, daß alle neuen Arten durch einen Urzeugungsprozeß entstehen müßten, wie die Urpflanze. Da jedoch das gesamte Beweismaterial gegen eine solche Möglichkeit spricht, „so bleibt uns kein anderer Weg übrig, als in die Pflanzenwelt selbst die Quelle aller typischen Verschiedenheit, ja nicht bloß jener der Art, sondern auch der Gattung und der höheren Kategorien überhaupt zu setzen“ (S. 343). Sehr einsichtig fügt er hinzu, es gäbe in den Beziehungen der Arten untereinander bei weitem zu viele Regelmäßigkeiten, als daß man annehmen könne, der Ursprung neuer Arten könne lediglich durch äußere Einflüsse bedingt sein. „Aus diesem geht aber klar hervor, daß der Entstehungs-

grund aller dieser Verschiedenheiten des einen Pflanzenlebens durchaus kein äußerer sein kann, sondern nur ein innerer sein muß. ... Mit einem Worte, jede entstehende neue Pflanzenart ... muß aus der anderen hervorgehen“ (S.344). Sobald man dies akzeptiert, wird das ganze Pflanzenreich zu einer einzigen organischen Einheit. „Sowohl die niederen oder höheren Collectivbegriffe [Taxa] erscheinen nicht als ein zufälliges Aggregat, als ein Gedankending, sondern auf genetische Weise mit einander verbunden und bilden zusammen eine wahre innere Einheit“ (S.345). Unger stellt dann noch mehrere andere evolutionäre Fragen, etwa, ob eine Art als ganzes eine Metamorphose durchmacht, um eine neue Art zu werden, oder ob sich nur ein Individuum oder wenige Individuen verändern, um die Vorfahren der neuen Art zu werden. Ja, die Quelle der Variation, die für die Entstehung der neuen Art verantwortlich ist, beschäftigt ihn offensichtlich sehr. Gregor Mendel war Ungers Schüler und er hat berichtet, daß es gerade Ungers Nachgrübeln über Natur und Quelle der zur Entstehung neuer Arten führenden Variation war, das ihm den Anstoß zu seinen genetischen Experimenten gab (Olby, 1966).

Die Windstille vor Darwin

Seit der Veröffentlichung (1809) von Lamarcks *Philosophie Zoologique* konnte niemand, der Arten, Faunen, Verbreitungsgebiete, Fossilien, Aussterben oder irgendeinen anderen Aspekt der organischen Vielgestaltigkeit erörterte, es sich mehr leisten, die Möglichkeit einer Evolution unberücksichtigt zu lassen. Und sie wurde nicht außer acht gelassen, wie die häufigen Hinweise auf Lamarck oder auf „Entwicklung“ belegen. Gerade weil er sich der „Drohung“ des Evolutionismus bewußt war, widmete Lyell in seinem Werk *Principles of Geology* so viele Kapitel der Widerlegung des Evolutionsgedankens. Tatsächlich sind die Jahre zwischen 1809 und 1859 für den Ideengeschichtler von faszinierendem Interesse. Hier war eine legitime Theorie, die einer dynamischen, sich entwickelnden Welt; es gab ebenfalls einen sich immer höher auftürmenden Berg von Beweismaterial zugunsten dieser heterodoxen neuen Theorie; und es gab eine ständig wachsende Zahl von Autoren, die zögernd auf die Möglichkeit des evolutiven Wandels hinwiesen. Angesichts dieser Entwicklungen stellte Arthur Lovejoy die faszinierende Frage: „Zu welchem Zeitpunkt, kann man sagen, war das Beweismaterial zugunsten der Theorie der organischen Evolution ... einigermaßen vollständig?“ (1959 a, S.356). Die Antwort hängt natürlich von der Stärke des Widerstandes ab. Man könnte so weit gehen zu sagen, daß schon Cuviers Entdeckung (1812) der mit zunehmendem geologischem Alter zunehmenden taxonomischen Verschiedenheit der Säugetierfossilien im Pariser Becken für jedermann, mit Ausnahme eines Anhängers der Idee der besonderen Schöpfungsakte, ein unwiderlegbarer Beweis für die Evolution hätte sein sollen. Lovejoy (1959 a) und Mayr (1972 b) haben gezeigt, daß in den dreißiger und vierziger Jahren des 19. Jahrhunderts bereits eine Fülle an anderem Beweismaterial vorlag, das zu demselben Schluß geführt haben sollte. Dazu gehörten auch die Tatsachen der geographischen Variation (z. B. Gloger, 1833), die die Konstanz der Arten widerlegen (später einer von Darwins wichtigsten Beweisen). Jedes neu entdeckte biogeographische Faktum wies in die gleiche Richtung. Bestimmte Tiertypen, etwa der Brachiopode *Lingula* vom Silur an, hatten durch viele geologische Zeitalter hindurch fortbestanden; das widerlegte das Auftreten universeller Katastrophen. Die Entdeckung, daß nicht alle Arthybriden steril

sind, trug dazu bei, die Behauptung von der völligen Isolation der Arten zu widerlegen. Die Existenz rudimentärer oder unvollkommener Organe stand, wie Chambers richtig zeigte, im Widerspruch zu einer auf dem Schöpfungsglauben fußenden Erklärung, die sich auf den vollkommenen Schöpfungsplan beruft. Die von den vergleichenden Anatomen entdeckte „Einheit des Typus“, die Homologie der Mittelohrknochen der Säugetiere (Reichert, 1837), und die Entdeckung anderer Homologien in Wirbeltierklassen, das Vorhandensein von Kiemenbögen bei den Embryonen von Landwirbeltieren (und andere Tatsachen der vergleichenden Embryologie) sowie viele der anderen Beweise, die Darwin 1859 überzeugend benutzte, die aber lange vor diesem Datum entdeckt worden waren – sie alle stützten die Evolutionstheorie. Unter Hinweis auf dieses Belegmaterial bringt Darwin an mindestens zwanzig Stellen in seinem Buch *Origin of Species* gerade dieses Argument vor. Diese Beweise, so sagt er, ergeben nur dann richtigen Sinn, wenn wir uns die These von der Evolution zu eigen machen, sie würden jedoch auf die Existenz eines höchst launenhaften Schöpfers schließen lassen, wenn man eine auf dem Schöpfungsglauben fußende Erklärung geben will.

In der Tat gelangte, wie wir gesehen haben, eine beträchtliche Zahl von Autoren bereits vor Darwin zu diesem Schluß. Und doch lehnten die führenden Autoritäten in Zoologie, Botanik und Geologie weiterhin die Evolution ab. Da Lyell, Bentham, Hooker, Sedgwick und Wollaston in England und ihre Kollegen in Frankreich und Deutschland hochintelligente und gut informierte Wissenschaftler waren, kann man ihren Widerstand nicht mit Dummheit oder Unwissenheit erklären. Es war nicht so, daß das wachsende Beweismaterial aus den Gebieten der Biogeographie, Systematik, Stratigraphie und vergleichenden Anatomie, das für die Evolution sprach, ihre eigene „Hypothese zu einer grotesken Absurdität werden ließ“, wie es das nach Ansicht Lovejoys hätte tun sollen; vielmehr brachten sie es irgendwie entweder mit einer stabilen, erst vor kurzer Zeit geschaffenen Welt oder mit einer in einem Fließgleichgewicht befindlichen, zyklischen Welt oder mit einer Reihe von Katastrophen in Einklang. Man kann diese Haltung nur erklären, wenn man davon ausgeht – und alle Evidenz scheint diese Vermutung zu stützen – daß es für die Gegner der Evolution leichter war, die neuen Tatsachen mit ihrem etablierten Begriffsrahmen in Einklang zu bringen, als das neue Konzept der Evolution zu übernehmen. Was nötig war, um den neuen Ideen zum Sieg zu verhelfen, war ein umwälzendes Ereignis, das klar Schiff machen würde. Dieses Ereignis war die Veröffentlichung von *Origin of Species* durch Charles Darwin am 24. November 1859.

9 Charles Darwin

Trotz der intensiven Bemühungen verschiedener Philosophen und solch tiefdenkender Biologen wie Lamarck blieb das geistige Milieu weiterhin vom Konzept einer geschaffenen und im wesentlichen stabilen Welt beherrscht, bis Charles Darwin (1809–1882) dieser Vorstellung ein für allemal ein Ende machte. Wer war dieser außergewöhnliche Mensch und wie kam er zu den Vorstellungen, die er vertrat? Welches war die Quelle seines Erfolges? War es die Ausbildung, die er genossen hatte? War es seine Persönlichkeit, sein Fleiß oder sein Genie? Seit es eine historische Literatur über Darwin gibt, sind diese Fragen Gegenstand heftigster Diskussionen [1].

Charles Darwin wurde am 12. Februar 1809 in Shrewsbury, Shropshire, in England als zweiter Sohn und fünftes von sechs Kindern geboren. Sein Vater war Robert Darwin, ein überaus erfolgreicher Arzt, seinerseits Sohn von Erasmus Darwin, dem Autor von *Zoonomia*. Darwins Mutter, die Tochter des berühmten Töpfers Josiah Wedgwood, starb, als Charles erst acht Jahre alt war, und seine älteste Schwester bemühte sich, ihren Platz auszufüllen. Unser Verständnis von Darwins Jugend und Heranreifen ist dadurch erschwert, daß fast alles, was wir darüber wissen, aus seiner *Autobiographie* (1958) stammt, einer Sammlung von Reminiszenzen, die er im Alter von 67 Jahren für seine Kinder und Kindeskinde schrieb. Leider ist dieses Dokument alles andere als zuverlässig, nicht nur, weil ihn sein Gedächtnis gelegentlich im Stich ließ, sondern auch, weil es mit jener übertriebenen viktorianischen Bescheidenheit geschrieben ist, die Darwin dazu veranlaßte, seine eigenen Leistungen und den Wert seiner Ausbildung herunterzuspielen. Leider haben die Biographen seine Worte nur allzu gerne für bare Münze genommen, vor allem an den Stellen, an denen Darwin geringschätzige Bemerkungen über seine eigenen Fähigkeiten machte, und konnten sich dann nicht genug darüber wundern, wie ein solch ungebildeter Dummkopf zum Urheber der vielleicht größten geistigen Revolution aller Zeiten werden konnte.

Man wird Darwin niemals verstehen, solange man nicht die Wahrheit seiner Feststellung, „ich war ein geborener Naturbeobachter“, in vollem Umfang zu würdigen weiß. Jeder Aspekt der Natur faszinierte ihn. Nichts tat er lieber als sammeln, fischen und jagen sowie Naturbücher wie Gilbert Whites *Natural History of Selborne* zu lesen. Wie für so viele andere junge Naturbeobachter war die Schule für ihn nichts als eine Last, und dies gilt auch noch weitgehend für seine Universitätsjahre. Da im England des jungen Darwin die Naturgeschichte kein rechtmäßiger Studiengegenstand war (tatsächlich galt dies bis in die fünfziger Jahre des 19. Jahrhunderts, und galt darüber hinaus für alle Naturwissenschaften), schickte sein Vater ihn im Alter von nur sechzehn Jahren und acht Monaten an die Universität von Edinburgh, wo er wie sein älterer Bruder Erasmus, der ein Jahr zuvor dorthin gegangen war, Medizin studieren sollte. Die Medizin langweilte

und widerte den jungen Darwin an, und das gleiche ließ sich auch von den Vorlesungen in einigen anderen Fächern sagen, etwa Geologie, die von dem berühmten Robert Jameson gelesen wurde. Obgleich Darwin die meisten Fächer als höchst eintönig und ermüdend empfand (das galt im übrigen gleichermaßen auch für seine Jahre in Cambridge), war er gewissenhaft genug, seine Prüfungen mit recht guten Noten zu bestehen.

Immer wieder hört man, Darwin sei durch seine Erfahrungen auf der *Beagle* zum Naturforscher geworden. Aber die Tatsachen widersprechen dem. Der Darwin, der 1831 an Bord der *Beagle* ging, war bereits ein ungewöhnlich erfahrener Naturbeobachter. Ich möchte annehmen, daß keiner unserer zeitgenössischen frischgebackenen Doktoren in Biologie es mit Darwins Kenntnis aller Arten von Organismen würde aufnehmen können. Er hatte eine erstaunliche Kenntnis nicht nur von Insekten, der Gruppe, die ihn am meisten interessierte, sondern auch von Säugetieren, Vögeln, Reptilien, Amphibien, marinen Wirbellosen, fossilen Säugetieren und Pflanzen. Diese Sachkenntnis kommt nicht nur in den Briefen zum Ausdruck, die er vor seiner Reise mit der *Beagle* schrieb, sondern auch in seiner Korrespondenz mit J.S. Henslow während der ersten Monate auf der *Beagle*. Die Leichtigkeit, mit der er die Namen der Gattungen und Familien der Organismen, die er gesammelt hatte, herunterrasselte, ist in der Tat beunruhigend. Gewiß identifizierte er einige Organismen falsch, aber dies war angesichts der begrenzten Kenntnisse der Epoche und des Fehlens einer angemessenen Bibliothek und Referenzsammlung auf der *Beagle* entschuldbar.

Wo hatte Darwin die beachtliche Bildung erworben, die er besessen haben muß? Wie wichtig es ist, über Beobachtungen und Sammlungen Tagebücher anzulegen und ausführliche Aufzeichnungen zu machen, hat er möglicherweise schon in der Lateinschule von Shrewsbury oder später von Grant in Edinburgh oder spätestens von Henslow und Sedgwick in Cambridge gelernt. Die eifrige Lektüre der naturgeschichtlichen Literatur wie auch die Kontakte mit Geologen, Botanikern, Entomologen und anderen Naturforschern während seiner Universitätsjahre waren eine bessere Vorbereitung für seine zukünftige Karriere als es ein gründlicher Unterricht in Anatomie und anderen mit der Medizin verwandten Fächern (was zum Beispiel die Schulung T. H. Huxleys war) gewesen wäre. Während seiner Zeit in Edinburgh war Darwin aktives Mitglied einer lokalen naturgeschichtlichen Gesellschaft, der *Plinian Society*, wo er selbst einige Gedanken und Entdeckungen vortrug; unter der Anleitung des Zoologen Robert Grant sammelte und erforschte er marine Organismen in Wassertümpeln, die bei Eintritt der Ebbe zurückblieben; er besuchte das dortige Museum und schloß Bekanntschaft mit dessen Kurator; er nahm Unterricht im Balgen von Vögeln – kurz gesagt, er nahm seine naturgeschichtlichen Studien außerordentlich ernst. Zu jener Zeit gab es nur wenige Berufe, die für den Sohn einer wohlhabenden Mittelklassefamilie geeignet waren, und als Darwins totales Desinteresse an der Medizin offenkundig wurde, befand sich seine Familie in einem beträchtlichen Dilemma.

Es war das Zeitalter Paleys und der Naturtheologie, das Zeitalter, in dem die Professoren für Botanik und Geologie in Oxford und Cambridge Theologen waren, und so entschied die Familie völlig folgerichtig, daß sich Charles auf den Beruf eines Geistlichen vorbereiten solle. Darwin stimmte dem mit dem Vorbehalt zu, daß er Landpfarrer werden wolle; sein Ideal war vermutlich der Vikar von Selborne.

Darwin kam im Januar 1828 nach Cambridge und machte seinen Bakkalaureus im April 1831. Den Lehrplan, der klassische Philologie, Mathematik und Theologie umfaßte und der ihm unerträglich langweilig erschienen sein muß, ertrug er mit genügender

Standhaftigkeit, um unter denen, die nicht am „honorsprogram“ teilnahmen, immerhin als Zehnter in der Rangliste seines Jahrganges sein Examen zu bestehen. Das Studium ließ ihm genügend Zeit für die Dinge, die er am liebsten tat wie reiten, jagen, Käfer und andere Dinge sammeln und anregende Abende mit gleichgesinnten Freunden verbringen, so daß er stets mit dem größten Vergnügen an seine Zeit in Cambridge zurückdachte. „Aber keiner Beschäftigung wurde in Cambridge mit auch nur annähernd so viel Eifer nachgegangen und keine machte mir so viel Freude als das Sammeln von Käfern“ (1958, S. 62; dt. zit. nach *LLD*, I, S. 46). Diese Liebhaberei, der er sich in Shrewsbury zugewandt hatte, wurde zu einer alles verzehrenden Leidenschaft. Sie legte den Grundstein zu seiner Freundschaft mit W. Darwin Fox, einem Cousin zweiten Grades, der zu jener Zeit ebenfalls im Christ College war. Fox führte Darwin in die Entomologie im weitesten Sinne des Wortes ein und wurde in späteren Jahren zu einem seiner bevorzugten Briefpartner.

Der wichtigste Faktor in Darwins Leben in Cambridge aber war seine Freundschaft mit dem Botanikprofessor Reverend John Stevens Henslow. Henslow war nicht nur ein tiefreligiöser und durch und durch orthodoxer Christ, sondern auch ein leidenschaftlicher Naturbeobachter. Freitags abends hielt er offenes Haus für die an Naturgeschichte interessierten Studenten, aber darüber hinaus machte Darwin nach seiner eigenen Aussage „während der letzten Hälfte meines Aufenthalts in Cambridge an den meisten Tagen lange Spaziergänge mit ihm, so daß ich von einigen Don's „der Mensch, welcher mit Henslow spazieren geht“, genannt wurde.“ (zit. nach *LLD*, I, S. 47–48). Von ihm erwarb Darwin ein reiches Wissen in Botanik, Entomologie, Chemie, Mineralogie und Geologie. In Henslows Haus lernte er William Whewell, Leonard Jenyns und andere kennen, mit denen er später korrespondierte.

Viele Menschen lassen sich in bezug auf das Lernen in eine von zwei extremen Klassen einordnen: solche, die mit den Augen, und solche, die mit dem Gehör lernen. Darwin nennt in seiner Autobiographie (1958, S. 63–64) verschiedene Erfahrungen, die belegen, daß er das hervorragende visuelle Gedächtnis eines Naturforschers und Taxonomen hatte. Da er eindeutig zu den visuell Lernenden gehörte, zog er niemals großen Nutzen aus den Vorlesungen. „Meiner Auffassung nach haben ... Vorlesungen im Vergleich mit dem eigenen Lesen keinen Vorteil, dagegen viele Nachteile“ (S. 47, dt. zit. nach *LLD*, I, S. 34). Es ist daher nicht ganz ungerechtfertigt, wenn Darwin später behauptete, er habe „sich selbst gelehrt“, denn seine wahre Ausbildung erhielt er durch Beobachten und Lesen. Aus diesem Grunde sind die Namen der Bücher, die ihn als jungen Mann beeindruckten, ebenso wichtig wie die Namen der Professoren, deren Vorlesungen er in Edinburgh und Cambridge hörte, wenn nicht sogar noch wichtiger. Nach der Lektüre von Whites *Natural History of Selborne*, sagt Darwin, „machte es mir viel Freude, die Gewohnheiten der Vögel zu beobachten, und ich schrieb sogar Notizen darüber nieder. In meiner Einfalt wunderte ich mich, warum nicht alle Herren Ornithologen würden“ (S. 45; dt. zit. nach *LLD*, I, S. 33). In Cambridge war er am stärksten von der Logik und Klarheit von Paleys Schriften über die christliche Theologie beeindruckt, doch las er auch dessen *Natural Theology*, eine hervorragende Einführung in die Naturgeschichte und das Studium der Anpassungen. Während seines letzten Jahres in Cambridge hatten zwei Bücher besonderen Einfluß auf ihn, Humboldts Reisebeschreibungen und Herschels *Einleitung in die Naturwissenschaft*. Darwin las sie begierig und stellte fest: „Kein anderes Buch oder ein Dutzend anderer hatte auch nur annähernd einen solchen Einfluß auf mich wie diese zwei“ (S. 68; dt. zit. nach *LLD*, I, S. 50). Von Herschel

lernte er viel über wissenschaftliche Methodik, und beide Bücher „regten in mir die brennende Begierde an, einen Beitrag, und wenn auch nur den allerbescheidensten, für das erhabene Gebäude der Naturwissenschaften zu liefern“ (ebda.). Die Lektüre von Humboldts Werk ließ in ihm den Ehrgeiz wach werden, Forschungsreisender zu werden, vorzugsweise Südamerika zu bereisen – ein Ehrgeiz, den er auf höchst unerwartete Weise bald befriedigen konnte.

Da Darwin erst nach Weihnachten nach Cambridge gekommen war, mußte er nach seinem Bakkalaureus-Examen noch zwei Trimester nachholen, und Henslow überredete ihn, diese dem Studium der Geologie zu widmen. Er richtete es auch ein, daß Darwin den Woodwardian Professor für Geologie, Adam Sedgwick, auf einer geologischen Exkursion nach Wales begleiten konnte, auf der er viel über geologisches Kartieren lernte. Bei seiner Rückkehr fand er eine Einladung vor, als Naturforscher an der nächsten Forschungsreise der *Beagle* teilzunehmen. Die Einwände, die Charles' Vater geltend machte, wurden von den Gegenargumenten von Darwins Onkel Josiah Wedgwood entkräftet, der der Ansicht war, „die Beschäftigung mit Naturgeschichte paßt sich sehr wohl für einen Geistlichen, obgleich es sicher nicht zu seinem Berufe gehört“ (zit. nach LLD, I, S. 180).

Alle Biographien Darwins sind sich darin einig, daß die Teilnahme an der Reise der *Beagle* das entscheidende Ereignis in Darwins Leben war. Als die *Beagle* am 27. Dezember 1831 Plymouth verließ, war Darwin 22 Jahre alt, und als er am 2. Oktober 1836, also fünf Jahre später, nach England zurückkehrte, verließ er das Schiff als ausgereifter und erwachsener Naturforscher. Als er von Bord der *Beagle* ging, hatte er eine bessere Schulung und mehr Erfahrung aufzuweisen als irgendein anderer seiner Zeitgenossen. Die Reise hatte Darwin eine weitaus gründlichere und vielseitigere Erfahrung vermittelt, als er jemals auf irgendeinem anderen Wege hätte erwerben können[2]. Doch darf man nicht vergessen, daß es der Fähigkeiten und des Charakters eines Menschen wie Darwin bedurfte, um aus dieser Gelegenheit so viel Nutzen zu ziehen wie er. Es erforderte einen Menschen mit ungeheurem Enthusiasmus, einer hervorragenden Beobachtungsgabe, großer Ausdauer, mit der Zähigkeit, endlose Stunden zu arbeiten, der Bereitschaft, ordentliche und methodische Notizen zu unterhalten, und vielleicht in erster Linie erforderte es jemanden mit einer unersättlichen Neugier hinsichtlich der Bedeutung jeder Naturerscheinung, auf die er stieß. All dies hatte seinen Preis. Das Leben an Bord der *Beagle* war außerordentlich unbequem, vor allem, da Darwin sehr leicht seekrank wurde. Während der ersten drei Wochen der Reise lag er hilflos und sterbenselend in seiner Koje. Als das erste Festland in Sicht kam, hatte er das starke Verlangen, seine Sachen zusammenzupacken und auf festes Land zurückzukehren. Doch er widerstand dieser Versuchung und blieb an Bord, obgleich er während der ganzen Reise, die für eine Dauer von zwei Jahren geplant war, aber fünf Jahre dauerte, jedes Mal, wenn das Wetter schlecht war, unerträglich unter Seekrankheit zu leiden hatte.

Obgleich Darwin als Naturbeobachter auf die *Beagle* gekommen war, war die Geologie das Gebiet, auf dem er die beste Vorbereitung besaß, und während eines großen Teils der Zeit konzentrierte er sich auf geologische Studien. Er hatte den ersten Band von Lyells *Principles of Geology*, der gerade erschienen war, mit an Bord genommen; der zweite Band, der Lyells Beweisführung gegen Lamarck und die Evolution enthielt, erreichte ihn im Oktober 1832 in Montevideo. Beide Bände vermittelten Darwin einen gründlichen Einblick in den Uniformitarianismus, ließen aber auch, wie in späteren Jahren deutlich wurde, in seinem Geist zahlreiche Zweifel wach werden. Auf der *Beagle* be-

deutete jeder Tag für Darwin eine Herausforderung, Beobachtungen zu machen und diese in den Rahmen einer sinnvollen Interpretation einzupassen. Er, der sich in seiner Autobiographie als einen unverbesserlichen Müßiggänger beschrieb, dürfte vermutlich von der ganzen Mannschaft derjenige gewesen sein, der am härtesten arbeitete. Sein enges Quartier zwang ihn zu äußerster Ordnung, und Darwin selbst schreibt sein methodisches System des Ordnen seiner Notizen der Disziplin auf der *Beagle* zu. Seine Absicht, Geistlicher zu werden, starb „eines natürlichen Todes ...“, als ich beim Verlassen von Cambridge als Naturforscher an Bord des *Beagle* ging“ (*Auto.*, S. 57; dt. zit. nach LLD, I, S. 42). Ja, die Briefe, die Darwin an Henslow und an seine Familie geschrieben hatte, Teile seiner Tagebücher sowie auch die von ihm gesammelten Exemplare, die er nach Hause gesandt hatte, hatten so viel Aufhebens gemacht, daß der junge Darwin bereits berühmt war, als er nach England zurückkehrte. Es gab keine Einwände mehr dagegen, daß er nun auch formell die Laufbahn eines Naturforschers einschlug [3].

Nach Verlassen der *Beagle* im Oktober 1836 ging Darwin zuerst nach Cambridge, um seine Sammlungen zu sortieren und zu verteilen, doch am 7. März 1837 zog er nach London. Im Januar 1839 heiratete er seine Cousine Emma Wedgwood, und im September 1842 zog das junge Ehepaar in ein Landhaus in dem kleinen Ort Down (Kent), 16 Meilen südlich von London, wo Darwin bis zu seinem Tode am 19. April 1882 lebte. Er kam höchst selten nach London und reiste kaum in England herum, höchstens, daß er an einigen wissenschaftlichen Treffen teilnahm oder Kurorte besuchte. Kein einziges Mal mehr überquerte er nach 1827 den Ärmelkanal, um den europäischen Kontinent zu besuchen.

Der Umzug aufs Land war durch Darwins Gesundheitszustand notwendig geworden, der sich bald zu verschlechtern begann, nachdem Darwin sich in London niedergelassen hatte. Die Symptome waren schwere Kopfschmerzen, fast tägliche Brechanfälle, Darmstörungen, Schlaflosigkeit, Unregelmäßigkeiten der Herz Tätigkeit und Perioden extremer Ermüdung. Nach seinem dreißigsten Lebensjahr gab es häufig lange Zeiten für Darwin, in denen er nicht in der Lage war, mehr als zwei oder drei Stunden am Tag zu arbeiten, und manchmal erlaubte ihm seine Gesundheit monatelang hintereinander keinerlei Arbeit. Die genaue Ätiologie seiner Krankheit ist immer noch umstritten (Colp, 1977), doch weisen alle Symptome auf eine Fehlfunktion des autonomen Nervensystems hin. Einige, wenn nicht alle dieser Symptome sind unter schwer arbeitenden Geistesarbeitern weitverbreitet. Es ist fast unglaublich, daß Darwin trotz seines ständigen Krankseins in der Lage war, ein derart gewaltiges Volumen an Werken zu produzieren. Dies war nur dadurch möglich, daß er eine außergewöhnlich große Arbeitsdisziplin besaß, daß er sich an einen Zufluchtsort auf dem Lande zurückzog, wo er von Tätigkeiten in Ausschüssen, Ämtern in Gesellschaften und Lehrverpflichtungen verschont war, und nicht zuletzt dadurch, daß er eine aufopfernde Ehefrau hatte, die für ihn sorgte.

Bis vor wenigen Jahren war nichts über Darwin bekannt außer seinen veröffentlichten Arbeiten, einer in gewisser Weise bereinigten Autobiographie und zwei recht sorgfältig ausgewählten Sammlungen seiner Briefe [4]. Seit dem Darwin-Jubiläumsjahr 1959 hat sich ein wahres „Darwin-Fieber“ entwickelt. Jedes Jahr werden, von zahlreichen Zeitschriftenbeiträgen abgesehen, zwei bis drei neue Bände über Darwin und irgendwelche Aspekte seiner Arbeit veröffentlicht. Das Ausgraben des reichen Schatzes unveröffentlichter Notizen, Manuskripte und Briefe Darwins (überwiegend in der Universitätsbibliothek von Cambridge) geht weiter, schon jetzt ist ein einzelner Mensch nicht mehr imstande, die gesamte Darwinliteratur in ihrer ganzen Fülle zu überschauen. Jedoch hat

die Fülle an neuem Material keineswegs dazu beigetragen, Unterschiede in der Auslegung zu zerstreuen, ja, es sind wahrscheinlich eher mehr neue Fragen aufgetreten als alte beantwortet worden. Der Mangel an Raum macht es an dieser Stelle unmöglich, eine wohlüberlegte Analyse dieser Kontroversen zu geben oder den Versuch einer ausgewogenen Lösung zu versuchen. Statt dessen muß meine eigene Abhandlung notwendigerweise eklektisch und subjektiv sein. Ich werde mich jedoch bemühen, meine Interpretation der Hauptfragen der Darwinliteratur in einer logischen Reihenfolge darzustellen. Bevor wir uns dem Problem zuwenden, wie Darwins Vorstellungen entstanden sind, ist es unerlässlich, das Konzept der Evolution zu klären. Bevor wir nicht die vielen Fäden, die zu Darwins Evolutionstheorie verwoben worden sind, entwirrt haben, werden wir niemals in der Lage sein zu verstehen, wie Darwin zum Evolutionisten wurde, und ebenso wenig, welcher Art der Widerstand gegen ihn war.

Darwin und die Evolution

Ein Überblick über die verschiedenen Ausdrücke und Definitionen, die seit 1800 für die Evolution vorgeschlagen worden waren, zeigt recht deutlich, von welchen Zweideutigkeiten und Ungewißheiten die Evolutionisten fast bis in die Gegenwart hinein gequält worden sind (Bowler, 1975). Wäre es eine Hilfe, wenn wir sagten: „Die Evolution ist die Geschichte der Welt des Lebendigen?“ Nicht sehr, da sich diese Definition auch auf diskontinuierliche spezielle Schöpfungsakte beziehen würde und, was wichtiger ist, da sie nicht spezifiziert, daß sich die organische Evolution aus zwei im wesentlichen unabhängigen Prozessen zusammensetzt, die wir als Transformation und Diversifikation bezeichnen können. Die Definition „Evolution ist die Veränderung von Genfrequenzen in Populationen“, die sich in den letzten Jahrzehnten allgemein durchgesetzt hat, bezieht sich lediglich auf die Transformationskomponente. Sie sagt nichts aus über die Vervielfältigung der Arten und ebenso wenig, allgemeiner ausgedrückt, über den Ursprung der organischen Vielgestaltigkeit. Eine umfassendere Definition ist notwendig, die sowohl Transformation als auch Diversifikation einschließt. Transformation befaßt sich mit der „vertikalen“ (gewöhnlich adaptiven) Komponente der Veränderung in der Zeit. Die Diversifikation befaßt sich mit den Vorgängen, die gleichzeitig ablaufen, wie die Vervielfältigung von Arten und kann auch als „horizontale“ Komponente des Wandels bezeichnet werden, wie sie sich in verschiedenen Populationen und beginnenden Arten manifestiert. Obgleich sich Darwin dieses Unterschieds sehr wohl bewußt war (Rotes Tagebuch, S. 130; Darwin, 1980), unterstrich er später leider nicht ausdrücklich genug, daß diese beiden Komponenten der Evolution weitgehend voneinander unabhängig sind, und dies war die Wurzel mehrerer Kontroversen in der post-darwinschen Zeit. Allerdings gab es nach Darwin zwei Forscher, die klar zwischen den beiden Modi unterschieden. Gulick (1888) benutzte den Ausdruck *monotypische Evolution* für Transformation und den Terminus *polytypische Evolution* für Diversifikation. Romanes (1897, S. 21) übernahm Gulicks Terminologie, benutzte aber auch die Ausdrücke „Transformation in der Zeit“ für Transformation und „Transformation im Raum“ für Diversifikation. Sowohl Gulick als auch insbesondere Romanes wußten sehr genau, daß es sich hier um zwei sehr verschiedene Komponenten der Evolution handelte, eine Einsicht, die nach 1897 großteils wieder vergessen wurde, bis Mayr (1942) und andere sie während der evolutionären Synthese wieder ans Tageslicht förderten.

Lamarcks Interesse galt fast ausschließlich der transmutierenden (vertikalen) Evolution. Er unterstrich die Veränderung in der Zeit und die Entwicklung von niedrigeren zu perfekteren Gruppen. Darwin dagegen war, insbesondere in den frühen Jahren seiner Laufbahn, weitaus stärker an der Diversifikation (horizontalen Evolution) interessiert. Die beiden Begründer des Evolutionismus etablierten somit zwei Traditionen, die heute immer noch vertreten sind (Mayr, 1977b). Die Mehrheit der Evolutionisten konzentriert sich jeweils nur auf eine der beiden Komponenten und zeigt recht wenig Verständnis für die andere. Die Vorkämpfer der neuen Systematik beispielsweise waren fast ausschließlich am Ursprung der Diversität interessiert, während sich die Paläontologen, bis vor ganz kurzem, fast nur mit Aspekten der vertikalen Evolution, d.h. mit der phyletischen Evolution, mit dem evolutionären Fortschritt und mit Anpassungsverschiebungen sowie dem Erwerb evolutiver Neuheiten befaßten. Vergleichende Anatomen und die meisten Experimentalbiologen hatten ähnlich begrenzte Interessen. Sie stellten keine Fragen über die Natur der Arten als fortpflanzungsmäßig isolierte Populationen, und noch weniger über die Mechanismen, mit denen derartige Fortpflanzungsisolation erworben wird; mit anderen Worten, sie übersahen völlig den Evolutionismus im Sinne des Populationsdenkens und die Frage der Vervielfältigung der Arten.

Die Entwicklung von Darwins Begriffswelt

Die Frage, wann und warum Darwin zum Evolutionisten wurde, ist viel diskutiert worden. Der Umschwung von einem strengen Anhänger des Schöpfungsglaubens zu einem überzeugten Evolutionisten verlangt eine tiefgreifende Neuorientierung in begrifflicher, ja ideologischer Hinsicht, so daß Darwins Einstellung zum Christentum in diesem Zusammenhang mit in Betracht gezogen werden muß. Ein Fundamentalist kann keine Evolutionstheorie entwickeln, weshalb die Veränderungen im Wesen von Darwins Glauben für unser Verständnis seiner Bekehrung zum Evolutionismus äußerst relevant sind.

Offensichtlich wuchs Darwin mit orthodoxen Glaubensüberzeugungen auf; erst viel später erkannte er, daß sein Vater ein Agnostiker oder, wie Darwin es nannte, ein Skeptiker gewesen war. Darwins bevorzugte Lektüre war Miltons *Paradise Lost*, das er während seiner Weltreise mit der *Beagle* auf alle Exkursionen mitnahm. Bevor er nach Cambridge ging, um Theologie zu studieren, las er eine Reihe von theologischen Abhandlungen und einige wenige andere Bücher „über Theologie; und da ich damals nicht den geringsten Zweifel an der strikten und wörtlichen Wahrheit jedes Wortes in der Bibel hatte, überredete ich mich bald, daß unser [der anglikanischen Kirche] Glaubensbekenntnis vollständig angenommen werden müsse“ (dt. zit. nach *LLD*, I, S. 41–42). Zu den Schriften, die er zu jener Zeit am liebsten las, gehörten auch einige Bände aus der Feder des Naturtheologen Paley. „Da ich [Paleys Prämissen] auf Treu und Glauben annahm, war ich von der langen Beweisführung entzückt und überzeugt . . . Als ich an Bord der *Beagle* war, war ich sehr strenggläubig, und ich erinnere mich, von mehreren Offizieren (obgleich diese selbst orthodox waren), herzlich ausgelacht worden zu sein, weil ich die Bibel als eine unwiderlegbare Autorität über irgendeinen Punkt der Moral zitierte“ (*Auto*, S. 85).

Sein orthodoxer Glauben schloß stillschweigend die Überzeugung an eine geschaffene, mit konstanten Arten bevölkerte Welt ein. Auch die Wissenschaftler und Philoso-

phen, mit denen Darwin in Cambridge und London am meisten in Berührung kam, Henslow, Sedgwick, Lyell und Whewell, vertraten im wesentlichen ähnliche Ansichten. Keiner von ihnen bestand vor 1859 häufiger und nachdrücklicher auf der Konstanz der Arten als Lyell (obgleich er die These des jungen Alters der Erde ablehnte).

In den zwei Jahren nach seiner Rückkehr nach England entfernte sich Darwin vom christlichen Glauben. Der Grund dafür war zum Teil seine kritischere Einstellung zur Bibel (insbesondere dem Alten Testament), zum Teil seine Entdeckung, daß der Gottesbeweis aus der Zweckmäßigkeit nicht gültig war. Denn als Darwin einen Mechanismus entdeckt hatte (die natürliche Auslese), mit dessen Hilfe er die allmähliche Entwicklung der Anpassung und der organischen Vielfalt erklären konnte, bestand für ihn keine Notwendigkeit mehr, an einen übernatürlichen „Uhrmacher“ zu glauben. Da seine Frau und viele seiner besten Freunde immer noch gläubige Theisten waren, drückte sich Darwin in seiner Autobiographie sehr vorsichtig aus, kam aber schließlich zu dem Ergebnis: „Das Geheimnis des Anfangs aller Dinge ist für uns unlösbar; und ich für meinen Teil muß mich bescheiden, ein Agnostiker zu bleiben“ (*Auto*, S.94)[5].

In seinen wissenschaftlichen Schriften befaßt sich Darwin nur ein einziges Mal mit dem Problem, und zwar in den Schlußsätzen seiner 1868 veröffentlichten Schrift *The Variation of Animals and Plants under Domestication* (*Das Variieren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication*). Hier stellt er unmißverständlich fest, daß wir die Wahl haben, entweder an die natürliche Auslese zu glauben oder daran, daß „ein allmächtiger und allwissender Schöpfer jedes Ding an[ordnet] und ... jedes Ding voraus[sieht]. Hierdurch werden wir einer Schwierigkeit gegenüber gebracht, welche ebenso unlöslich ist, wie die des freien Willens und der Prädestination“ (S.432; dt. S.564; siehe auch Gruber, 1974). So viel ist gewiß: zu der Zeit, als Darwin sich an die Ausarbeitung seiner Sammlungen machte, war sein christlicher Glaube bereits so weit erschüttert, daß er die Überzeugung von der Beständigkeit der Arten aufgeben konnte.

Zu diesem Zeitpunkt trat das Artproblem in den Brennpunkt seiner biologischen Interessen.

Der Ursprung neuer Arten

Darwin nannte sein großes Werk *On the Origin of Species*, denn er war sich voll und ganz der Tatsache bewußt, daß die Umwandlung von einer Art in eine andere das grundlegende Problem der Evolution war. Die Festung, die es zu stürmen und zu zerstören galt, war der essentialistische Artbegriff, und als dies geschafft war, strömte das Evolutionsdenken durch die Bresche wie Wasser durch einen gebrochenen Damm.

Seltsamerweise war der Ursprung der Arten erst im 18. Jahrhundert zu einem wissenschaftlichen Problem geworden. Solange man keine wirkliche Unterscheidung zwischen Arten und Varietäten traf und solange man weithin der Auffassung war, aus den Samen einer Pflanzensorte könnten Pflanzen einer anderen Art entstehen, das heißt, solange die gesamte Vorstellung von Organismen „sorten“ noch recht verschwommen war, war die Artbildung kein schwieriges Problem. Dazu wurde sie erst, nachdem die Taxonomen, insbesondere Ray und Linnaeus, darauf bestanden hatten, die Vielgestaltigkeit der Natur bestehe aus gut abgegrenzten, konstanten Arten. Da die Arten zu jener Zeit essentialistisch definiert waren, konnten sie nur durch ein plötzliches Ereignis, eine Saltation oder „Mutation“ (wie de Vries es später nannte) entstehen. Maupertuis zum Beispiel brachte folgende Erklärung vor:

Könnten wir auf diese Weise nicht erklären, wie aus lediglich zwei Individuen die Vervielfältigung in die verschiedensten Arten entstanden sein konnte? Zum ersten Mal wären sie einfach durch zufällige Erzeugung entstanden, wobei die elementaren Teilchen nicht die Ordnung beibehalten hätten, die sie bei den Vater- und Muttertieren hatten: jedes Fehlermaß hätte eine neue Art ergeben, und durch wiederholte Abweichungen wäre die grenzenlose Mannigfaltigkeit der Tiere entstanden, die wir heute kennen (1756, S. 150–151).

Darwin war nicht der erste, der sich mit der Frage nach dem Ursprung der Vielfalt auseinandersetzte, aber die prä-darwinschen Lösungen waren nicht evolutionärer Natur. Nach Ansicht der Naturtheologen und anderer Theisten waren alle Arten und höheren Taxa von Gott geschaffen worden, während Lamarck einen *deus ex machina* als Urheber postulierte – die Urzeugung. Seiner Ansicht nach war jede Evolutionslinie jeweils das Produkt einer Urzeugung einfacher Formen, die sich anschließend zu höheren Organismen entwickelten. Diese These ließ praktisch alle Fragen ungeklärt.

Alle Essentialisten von Maupertuis bis Bateson waren sich der Tatsache bewußt, daß es bei einer typologischen Artdefinition nur zwei vorstellbare Methoden der Artbildung gibt. Eine ist die sofortige Artbildung durch eine drastische Mutation. Daß eine derartige sofortige Artbildung tatsächlich vorkommen kann (durch Polyploidie), wurde erst in den zwanziger Jahren dieses Jahrhunderts bewiesen. Die andere mögliche Form der Artbildung innerhalb der essentialistischen Philosophie ist Artbildung durch Hybridisation, wie Linnaeus sie vorschlug (Larson, 1971, S. 102). Nachdem Linnaeus drei oder vier natürliche Hybriden gefunden und als neue Arten bezeichnet hatte, verfiel er auf die Idee, alle Arten seien durch Hybridisation entstanden. In den sechziger und siebziger Jahren wurden seine Ansichten immer wunderlicher und am Ende war er davon überzeugt, Gott habe lediglich die Ordnungen des Pflanzenreichs geschaffen und alle Taxa unterhalb der Ordnung bis hinunter zu den Arten seien durch „Vermischen“, d. h. durch Bastardierung entstanden.

Dieser Schluß stieß bei Linnaeus' Zeitgenossen auf heftigsten Widerstand. Der Pflanzenhybridenzüchter Kölreuter züchtete in den sechziger Jahren des 18. Jahrhunderts zahlreiche Arthybriden, wies aber nach, daß diese Hybriden, entgegen den Behauptungen von Linnaeus, nicht stabil waren (Kapitel 14). In späteren Hybridengenerationen beobachtete er ein hohes Maß an Aufspaltung und einen allmählichen, aber unvermeidlichen Zusammenbruch der angeblich neuen Arten. Für die Essentialisten war dies eine Erleichterung, denn der Gedanke, daß man durch Vermischung oder Verschmelzung zweier bereits existierender *eide* ein neues *eidos* erzeugen konnte, wäre unvorstellbar gewesen.

Der moderne Biologe übersieht nur allzu leicht, daß nahezu alle Wissenschaftler und Denker vor Darwin Essentialisten waren. Jede Art hatte ihre eigene artspezifische Essenz und konnte sich unmöglich verändern oder entwickeln. Dies war zum Beispiel der Grundpfeiler von Lyells Weltbild. Die gesamte Natur bestand seiner Aussage nach aus konstanten Typen, deren jeder zu einer bestimmten Zeit geschaffen worden war. „Es gibt feststehende Grenzen, über die hinaus die Nachkommen gemeinsamer Eltern niemals von einem gewissen Typus abweichen können.“ Und Lyell stellte mit Nachdruck fest: „Es ist vergebliche Liebesmühe, ... über die abstrakte Möglichkeit der Umwandlung einer Art in eine andere zu diskutieren, wenn es doch bekannte, ihrer Natur nach so viel aktivere Ursachen gibt, die immer eingreifen müssen und das tatsächliche Zustande-

kommen derartiger Umgestaltungen verhindern“ (1832, II, S.162). Doch man sucht in Lyells großem Werk *Principles of Geology* vergeblich nach einer Aufzählung solcher Ursachen. Solange das Dogma von der Konstanz der Arten nicht zerbrochen war, war es einfach unmöglich, an eine Evolution zu denken. Sowohl Lyell als auch seine Gegner, die „Katastrophisten“, bewiesen, daß sich die Fossilienfunde sehr wohl mit einem im wesentlichen nicht-evolutionären Konzept der Erdgeschichte in Einklang bringen lassen.

Wenn man sich darüber im klaren ist, in welchem Ausmaß das essentialistische Denken den Zeitgeist beherrschte, hat man weniger Schwierigkeiten, auch die Lösung eines anderen Rätsels zu finden: Warum waren während der vorangehenden einhundertundfünfzig Jahre, von Leibniz über Lamarck bis hin zu Chambers, alle Versuche, eine solide Evolutionstheorie zu entwickeln, Mißerfolge gewesen? Gewöhnlich schreibt man dies dem Fehlen eines vernünftigen erklärenden Mechanismus zu. Das ist zum Teil richtig. Daß es aber nicht die ganze Wahrheit ist, geht daraus hervor, daß die Mehrheit der Biologen, die nach 1859 die Evolutionstheorie annahm, gleichzeitig den von Darwin vorgeschlagenen erklärenden Mechanismus (nämlich die natürliche Auslese) ablehnte. Sie waren nicht deshalb zu Evolutionisten geworden, weil sie nunmehr über einen Mechanismus verfügten; der Grund war vielmehr, daß Darwin das evolutive Potential der Art demonstriert und somit die Theorie der gemeinsamen Abstammung möglich gemacht hatte, mit der man nahezu alle zuvor rätselhaften Fragen in bezug auf organische Vielgestaltigkeit erfolgreich beantworten konnte. Sowohl das Zerschlagen des Konzepts der konstanten Arten als auch das Stellen und Beantworten der Frage nach der Vervielfältigung von Arten bildeten die unerläßliche Grundlage für eine solide Evolutionstheorie.

Diese neue Art, das Evolutionsproblem anzupacken, verdankte Darwin weder Lamarck noch irgendeinem anderen seiner sogenannten Vorläufer. Sie alle beschäftigten sich mit der vertikalen Evolution, mit der wachsenden Perfektion, mit Evolution im großen Stil. Sonderbarerweise war es vielmehr Lyell, der Anti-Evolutionist, der den entscheidenden Beitrag leistete, indem er auf reduktionistische Weise die evolutive Bewegung in ihre Elemente zerlegte – die Arten[6]. Lyells Ansicht nach würde man hinsichtlich der Geschichte des organischen Lebens niemals zu sicheren Schlußfolgerungen gelangen können, solange man die Beweise als allgemeine Prinzipien wie Progression und Vervollkommnungstrieb formulierte, wie Lamarck es getan hatte. Das organische Leben, so Lyell, besteht aus Arten. Wenn es Evolution gibt, wie Lamarck behauptet, dann müssen die Arten ihre Träger sein. Somit kann das Problem der Evolution nicht durch vage allgemeine Prinzipien, sondern nur durch das Studium konkreter Arten, ihres Ursprungs und ihres Aussterbens gelöst werden. Aus dieser Überlegung heraus stellte Lyell einige sehr spezifische Fragen: Sind Arten konstant oder veränderlich? Falls sie konstant sind, läßt sich jede einzelne Art bis zu einem einzigen Ursprung in Zeit und Raum zurückverfolgen? Da Arten aussterben: wodurch wird ihre Lebensdauer begrenzt? Lassen sich gegenwärtig Aussterben und Entstehen neuer Arten beobachten? Und, falls das der Fall ist, kann man sie gegenwärtig beobachtbaren Umweltfaktoren zuschreiben?

Damit stellte Lyell in bewundernswerter Weise die richtigen Fragen; Fragen, die Darwin und Wallace in den nachfolgenden Jahrzehnten bewegten. Lyell als eingefleischter Essentialist gab natürlich ständig die falschen Antworten auf seine Fragen. Für ihn waren es Typen, die entstanden, und Typen, die ausstarben. Aussterben und Ent-

stehen von Arten waren zwei Seiten derselben Medaille. Er begriff nicht – wenigstens nicht, bevor ihn Darwin und Wallace darauf aufmerksam machten –, daß die Evolution einer neuen Artpopulation ein ganz anderer Vorgang ist als das Aussterben der letzten Überlebenden einer verschwindenden Art.

In den zwanziger Jahren des 19. Jahrhunderts stimmten inzwischen fast alle Geologen darin überein, daß viele Arten im Laufe der Zeit ausgestorben und durch neue Arten ersetzt worden waren. Mehrere konkurrierende Theorien wurden zur Erklärung sowohl des Aussterbens als auch des Entstehens neuer Arten vorgeschlagen. Einige Geologen waren der Ansicht, die Auslöschungen seien katastrophenartig gewesen, wobei im extremsten Fall Gott wiederholte Male seine gesamten früheren Schöpfungen zerstört hatte, wie es Agassiz annahm. Oder starben die einzelnen Arten jeweils aus, weil entweder ihre Lebensspanne abgelaufen war oder die Gegebenheiten für sie ungeeignet geworden waren? Für die Entwicklung von Darwins Theorien war es außerordentlich wichtig, daß sich Lyell für die letztere dieser Alternativen entschieden und damit die Aufmerksamkeit auf die Ökologie und Geographie und deren Beitrag zur Geschichte der Faunen und Floren gelenkt hatte.

Lyells Werk *Principles of Geology* war Darwins „Bibel“ in Fragen der Evolution. Offensichtlich akzeptierte Darwin während eines Großteils seiner Reise mit der *Beagle* Lyells Resultate ohne jeglichen Zweifel. Lyell ging von den gleichen zwei Beobachtungen aus wie Lamarck:

1. Arten leben in einer sich dauernd (aber langsam) verändernden Welt, und
2. Arten sind außergewöhnlich gut an ihren Lebensraum angepaßt.

Da Lamarck davon überzeugt war, daß Arten nicht aussterben konnten, kam er zu dem Schluß, sie müßten einem ständigen evolutiven Wechsel unterliegen, um an die Veränderungen in ihrer Umgebung angepaßt zu bleiben. Lyell dagegen, Essentialist und Theist, glaubte, daß Arten konstant sind und sich nicht ändern können. Daher können sie sich nicht an die Veränderungen ihrer Umwelt anpassen und müssen aussterben.

Lyells Erklärung des Aussterbens ist recht plausibel. Er trug einen wichtigen Gedanken bei, den Darwin später weiter entwickelte: nicht nur die physischen Faktoren in der Umwelt können zum Aussterben führen, sondern auch Konkurrenz durch besser angepasste Arten. Diese Erklärung stimmte natürlich mit dem Konzept des Kampfes ums Dasein überein, das bereits weit verbreitet war, bevor Darwin Malthus las.

Weit weniger erfolgreich war Lyell bei seinen Bemühungen, die Substitution der ausgestorbenen Arten zu erklären. Um sein Prinzip des Uniformitarianismus aufrechtzuerhalten, stellte Lyell die These auf, daß in mehr oder weniger konstanten Abständen neue Arten entstehen, doch gelang es ihm weder, einen Beweis für eine solche Entstehung von Arten, noch einen Mechanismus zu liefern. Damit machte er es seinen Kritikern leicht, ihn anzugreifen. So warf ihm der deutsche Wissenschaftler Bronn in seiner Rezension der *Principles of Geology* vor, er habe hinsichtlich des organischen Lebens das Uniformitätsprinzip aufgegeben. In einem Brief an seinen Freund Herschel versuchte Lyell (1881) sich damit zu rechtfertigen, daß er sagte, irgendwelche unbekannten Ursachen könnten für die Entstehung neuer Arten verantwortlich sein. Doch seine Beschreibung des Entstehungsprozesses neuer Arten ist mit vorstellbaren sekundären Ursachen unvereinbar: „Vielleicht sind Arten nacheinander zu solchen Zeiten und an solchen Orten geschaffen worden, daß sie in der Lage sind, sich zu vervielfältigen, eine vorgeschriebene Zeitspanne lang auszuhalten und einen vorgeschriebenen Raum auf dem Erdball einzunehmen.“

Die wiederholte Wahl des Wortes „vorgeschrieben“ deutet darauf hin, daß jede Schöpfung für Lyell ein sorgfältig geplantes Ereignis war (Mayr, 1972b). Ein solcher offener Anruf des Übernatürlichen beunruhigte sogar Lyell selbst ein wenig, und er ließ sich durch Herschels Feststellung trösten: „Wir werden durch alle Analogie dahin geführt anzunehmen, daß der Schöpfer mit einer Reihe von intermediären Ursachen arbeitet und daß sich folglich die Entstehung neuer Arten, wenn sie jemals in den Bereich unserer Kenntnis kommen könnte, als ein natürlicher Prozeß und nicht als ein übernatürlicher Vorgang erweisen würde.“ Als Mathematiker und Astronom erkannte Herschel nicht, daß es außer der Evolution (und, soweit wir wissen, einigen chromosomalen Vorgängen) keine anderen intermediären Ursachen gibt, die zur richtigen Zeit und am richtigen Ort konstante Arten erzeugen können. Tatsächlich war das, was Herschel und Lyell da postulierten, gerade die Art von Wunder, die sie angeblich ablehnten. An anderer Stelle gab Lyell offen zu, hinsichtlich der Schöpfungsvorstellung glaube er an die „Hypothese fortwährender Eingriffe“ (Wilson, 1970, S. 89). Was Wunder, daß Darwin in seinem Buch *Origin of Species* so viel Raum auf die Ablehnung der Hypothese der besonderen Schöpfungsakte verwandte (Gillespie, 1979).

Auf dem Fundament des Essentialismus ist die Entwicklung einer Evolutionstheorie unmöglich. Essenzen sind nicht-dimensionale Phänomene, da sie in Raum und Zeit nicht variabel sind. Da sie nicht variieren, können sie sich nicht entwickeln bzw. können keine beginnenden Arten von ihnen abzweigen. Lyell meinte, er habe das Problem der Entstehung neuer Arten dadurch gelöst, daß er darauf hinwies, sie würden leere Standorte (Nischen) ausfüllen. Als Essentialist stellte er sich (genau wie Linnaeus) die Artbildung so vor, daß ein einzelnes Paar entsteht, welches dann die Vorfahren der neuen Art bilden würde. Es gibt Gründe für die Annahme, daß Darwin vor dem März 1837 ähnliche typologische Ideen vertrat. Zum Beispiel geht dies aus seiner Beschreibung des Ursprungs der zweiten *Rhea*-Art in Südamerika hervor. Fortschritte im Artbildungsproblem wurden erst dann erzielt, als die Naturforscher entdeckten, daß Arttaxa dimensionale Erscheinungen sind. Arten haben eine Ausdehnung in Raum und Zeit; sie sind strukturiert und bestehen aus Populationen, die, zumindest zum Teil (wenn sie isoliert sind), voneinander unabhängig sind. Das heißt – entgegen der Ansicht, auf der Lyell hartnäckig beharrte –, daß Arten tatsächlich variieren, und daß jede isolierte Artpopulation eine beginnende Art sowie eine mögliche Quelle für den Ursprung organischer Vielfalt ist. Entsprechend der von Lyell aufgestellten These würde die leere Spottdrosselnische auf den Galápagos-Inseln durch die „Entstehung“ (auf welchem Weg auch immer) der Spottdrosselart auf den Galápagos-Inseln ausgefüllt werden. Daß jede Insel jedoch ihre eigene Art hatte, ließ sich mit Lyells Mechanismus nicht erklären. Isolation und allmähliche Evolution aber würden eine Erklärung sein. Dies ist die Lektion, die Darwin von der Vogelfauna des Galápagos-Archipels lernte.

Darwin wird Evolutionist

In den letzten Jahren ist viel Forschungsarbeit darauf verwandt worden, Darwins „Bekehrung“ Schritt für Schritt zu rekonstruieren. Was Darwin selbst über die Zeit sagt, zu der er den Evolutionsgedanken übernahm, ist recht irreführend. Die Einleitung zu seinem Werk *The Origin of Species* beginnt mit folgenden Sätzen: „Als ich mich als Naturforscher an Bord der *Beagle* befand, war ich aufs höchste überrascht durch gewisse Merkwürdigkeiten in der Verbreitung der Tiere und Pflanzen Südamerikas sowie durch

die geologischen Beziehungen der gegenwärtigen Bewohner dieses Erdteils zu den früheren. Diese Tatsachen schienen mir Licht zu werfen auf die Entstehung der Arten, das Geheimnis aller Geheimnisse, wie es einer unserer größten Philosophen nannte.“ Damit gibt Darwin zu verstehen (eine ähnliche Aussage findet sich auch in seiner Autobiographie), er sei während der Südamerikaphase seiner Reise mit der *Beagle* zum Evolutionisten geworden. Dies wird durch seine Reisetagebücher jedoch nicht bestätigt. Im Gegenteil, die Exemplare, die er auf den verschiedenen Inseln des Galápagos-Archipels sammelte, etikettierte er einfach „Galápagos“, ohne das Phänomen der geographischen Variation zu bemerken [7]. Er hätte die Wahrheit erkennen müssen, als der Gouverneur der Inseln ihm erzählte, die Schildkröten auf jeder einzelnen Insel seien von denen der anderen Inseln erkennbar verschieden; aber diese Bemerkung reichte noch nicht aus. Dennoch gab das, was Darwin auf Galápagos gesehen hatte, ihm genügend zu denken, so daß er auf der Heimreise mit der *Beagle* folgende prophetische Kommentare niederschrieb (Juni? 1836): „Wenn ich sehe, wie diese Inseln, die in Sichtweite beieinander liegen und nur einen spärlichen Bestand an Tieren besitzen, von diesen Vögeln bewohnt sind, die sich in der Struktur nur geringfügig unterscheiden und denselben Platz in der Natur einnehmen, so muß ich den Verdacht haben, daß sie Varietäten sind ... Wenn es auch nur das geringste Fundament für diese Bemerkungen gibt, so ist die Zoologie des Archipels sehr wohl der Untersuchung wert, denn solche Tatsachen würden die Stabilität der Arten unterminieren“ (Darwin, 1863).

Erst im März 1837, als der berühmte Ornithologe John Gould, der Darwins Vogelsammlung aufarbeitete, ihm von der spezifischen Verschiedenheit der Spottdrosseln (*Mimus*) erzählte, die Darwin auf drei verschiedenen Inseln des Galápagos-Archipels gesammelt hatte, wurde ihm endlich der Prozeß der geographischen Speziation klar. Anscheinend dauerte es noch eine ganze Weile, bis er bemerkte, daß einige Finken ebenfalls auf gewisse Inseln beschränkt waren. Als Resultat stellte er in *Origin of Species* fest: „Als ich die Vögel der einzelnen Inseln der Galápagosgruppe miteinander und mit denen des amerikanischen Kontinents verglich, war ich erstaunt über die unscharfe und willkürliche Unterscheidung zwischen Varietäten und Arten“ (S.48). Er erkannte, daß viele Populationen (wie wir heute sagen würden) einen Zwischenstatus zwischen Art und Varietät einnahmen, und daß es insbesondere den Inselarten, wenn man sie vom geographischen Standpunkt aus untersuchte, an Konstanz und deutlicher Abgrenzung fehlte, auf denen die Anhänger des Schöpfungsglaubens wie auch die Essentialisten bestanden. Darwins bisheriger Artbegriff wurde somit in seinen Grundfesten erschüttert (Sulloway, 1983).

Das Frühjahr 1837 war eins der geschäftigsten in Darwins Leben, und erst im Sommer begann er seiner Bekehrung zum Evolutionismus den nächsten Schritt folgen zu lassen. In seinem Tagebuch schrieb er: „Im Juli [1837] fing ich das erste Notizbuch über die Umwandlung der Arten an. War ungefähr seit dem vorigen März über den Charakter der südamerikanischen Fossilien und Arten von dem Galápagos-Archipel sehr überrascht. Diese Tatsachen (ganz besonders die letztere) bilden den Ursprung aller meiner Ansichten“ (dt. *LLD*, I, S.255).

Das Treffen mit Gould im März 1837 war die Wasserscheide in Darwins Anschauungen [8]. Die Zerstörung des Begriffs der konstanten Art löste eine Kettenreaktion aus. Plötzlich erschien alles in einem neuen Licht. Was ihm an seinen Beobachtungen auf der *Beagle* so rätselhaft erschienen war, schien nun der Erklärung zugänglich:

„Während der Reise der *Beagle* hatte die Entdeckung großer fossiler Tiere, die mit einem Panzer gleich dem der jetzt existierenden Gürteltiere bedeckt waren, in der Pampasformation einen tiefen Eindruck auf mich gemacht; ebenso ferner die Art und Weise, in welcher beim Hinabgehen nach Süden über den Kontinent nahe verwandte Tiere einander vertreten, und drittens auch der südamerikanische Charakter der meisten Naturerzeugnisse der Inseln des Galápagos-Archipels und ganz besonders die Art und Weise, wie sie auf einer jeden Insel der Gruppe unbedeutend verschieden sind; keine von den Inseln schien im geologischen Sinne des Wortes sehr alt zu sein.

Es war offenbar, daß Tatsachen wie diese, ebenso wie viele andere, nur unter der Annahme erklärt werden konnten, daß Species allmählich modifiziert werden; und der Gegenstand verfolgte mich“ (*Auto*, S. 118–119; dt. *LLD*, I, S. 73).

Der für Darwin eindeutig interessanteste Aspekt der Evolution war die Artfrage oder, allgemeiner, die Frage nach dem Ursprung der Vielfalt: der Vergleich von versteinerten und lebenden Faunen, von Faunen aus tropischen Zonen und solchen der gemäßigten Zonen, von Insel- und Festlandfaunen. Es ist offensichtlich, daß Darwin das Problem in gänzlich anderer Weise anging als Lamarck, und von nun an wurden die Probleme der Evolution der organischen Vielgestaltigkeit zum beherrschenden Faktor in Darwins Denken und Interesse.

Es wäre irreführend, wollte man behaupten, daß Darwin von diesem Zeitpunkt an ein klares Bild der Speziation hatte. Wie Kottler (1978) und Sulloway (1979) gezeigt haben, schwankten seine Ansichten über die Artbildungsfrage während seines ganzen Lebens recht stark. Insbesondere weist einiges darauf hin, daß er die Speziation auf Inseln möglicherweise als etwas anderes ansah als die Speziation auf dem Festland. Wie einige Biologen sogar heute noch, scheint Darwin erhebliche Schwierigkeiten gehabt zu haben, sich auf dem Festland Ausbreitungsschranken vorzustellen, die beginnende Arten isolieren könnten, und er glaubte, sein Prinzip der „Divergenz der Charaktere“ wäre dieser Schwierigkeit gewachsen.

In der Literatur finden sich zwei extreme Interpretationen der Entwicklung von Darwins Evolutionstheorie, und beide sind eindeutig falsch. Einer dieser Auslegungen zufolge entwickelte Darwin seine Theorie in ihrer Gesamtheit, sofort nachdem er sich zum Evolutionismus „bekehrt“ hatte; nach der anderen änderte er beständig seine Meinung und gab in seinem späteren Leben viele seiner früheren Ansichten völlig auf. Die Wahrheit, wie sie aus den jüngsten Forschungen und dem Studium von Darwins Notizbüchern und Manuskripten hervorzugehen scheint, ist, daß er zuerst (in den Jahren 1837 und 1838) in rascher Reihenfolge eine Reihe von Theorien aufstellte und wieder verwarf, dann jedoch die allgemeine Theorie, die er in den vierziger Jahren endlich entwickelt hatte, mehr oder weniger während seines restlichen Lebens beibehielt, obgleich er in bezug auf die relative Bedeutung gewisser Faktoren (etwa der geographischen Isolation und der induzierten Vererbung) seine Ansichten in gewisser Weise modifizierte, ohne sie jedoch völlig zu ändern. Tatsächlich jedoch ähneln, entgegengesetzten Behauptungen zum Trotz, seine Aussagen über Evolution in der sechsten Auflage von *Origin of Species* (1872) und in *The Descent of Man* (1871) in bemerkenswerter Weise den Ansichten, die er in seinem Essay des Jahres 1844 und in der ersten Auflage von *Origin* (1859) zum Ausdruck bringt.

Geographische Speziation

Darwin und Wallace gingen völlig anders an die Frage des Ursprungs der Arten heran, als es irgendeiner ihrer „Vorläufer“ getan hatte. Statt Taxa in der Zeitdimension zu vergleichen, verglichen sie gleichzeitige Taxa in der geographischen Dimension, d.h. sie verglichen Populationen und Arten, die sich gegenseitig geographisch vertreten. Natürlich war das Konzept der geographischen Speziation 1837, als Darwin darauf aufmerksam wurde, keineswegs mehr etwas völlig neues. Vermutlich war Buffon der erste gewesen, der auf die Tatsache hinwies, daß viele Arten eines Landes in einem anderen, weit entfernt liegenden Land durch ähnliche Arten ersetzt sind, wie man bei einer Reise in eben ein solches fernes Land bemerkt. Vergleicht man beispielsweise die Säugetiere Europas mit denen Nordamerikas, so ist die Entscheidung, ob Biber, Bison, Rothirsch, Luchs und Schneehase, um nur ein paar Beispiele zu nennen, in den beiden Ländern derselben Art oder verschiedenen Arten angehören, ein wirkliches Problem. Das gleiche Problem gilt für Vogel-, Insekten- und viele Pflanzenarten.

Ein paar Jahrzehnte nach Buffon fand der große Zoologe Simon Pallas (1741–1811) ähnliche Paare vikariierender Formen, als er die europäischen und sibirischen Faunen miteinander verglich. Wie eine genauere Analyse ergab, waren die entfernteren Formen häufig durch eine abgestufte Kette von Zwischenformen miteinander verbunden. Aufgrund dieser und ähnlicher Untersuchungen entdeckte man das Prinzip der geographischen Variation, ein Prinzip, das viel dazu beitrug, den essentialistischen Artbegriff zu widerlegen. Allerdings sollte es bis 1825 dauern, bis Leopold von Buch die, wie es schien, logische Schlußfolgerung aus diesen Beobachtungen zog:

Die Individuen der Gattungen auf Kontinenten breiten sich aus, entfernen sich weit, bilden durch Verschiedenheit der Standörter, Nahrung und Boden Varietäten, welche, in ihrer Entfernung nie von anderen Varietäten gekreuzt und dadurch zum Haupttypus zurückgebracht, endlich konstant und zur eigenen Art werden. Dann erreichen sie vielleicht auf anderen Wegen auf das Neue die ebenfalls veränderte vorige Varietät, beide nun als sehr verschiedene und sich nicht wieder mit einander vermischende Arten (S. 132–133).

Von Buch konzentrierte sich in sehr tiefdenkender Weise auf die entscheidenden Aspekte der geographischen Speziation: die räumliche Trennung von Populationen, ihre allmähliche Abänderung während der Isolation sowie den gleichzeitigen Erwerb artspezifischer Merkmale (unter ihnen als wichtigste die Isolationsmechanismen), die es erlauben würden, daß eine solche neu entstandene Art in den Verbreitungsbereich der Elternart zurückkehrt, ohne sich mit ihr zu vermischen. Anfangs war dies zu einem großen Teil auch Darwins Speziationstheorie, wie aus seinen Notizbüchern und frühen Aufsätzen hervorgeht [9]. Tatsächlich war er sein ganzes Leben lang der Ansicht, in den meisten Fällen von Artbildung sei die geographische Isolation eine wichtige Komponente. Einige Aussagen in *Origin of Species* bestätigen dies: „Dadurch, daß die Isolierung Einwanderung und Konkurrenz [von Hybridisierung ganz zu schweigen!] verhindert, gewährt sie einer neuen Varietät Zeit, sich langsam zu verbessern, und das kann für die Entstehung einer neuen Art manchmal von Wichtigkeit sein.“ Hinsichtlich der auf Meeresinseln wohnenden Arten meint Darwin, daß „von diesen Arten ein großer Teil endemisch, d.h. an Ort und Stelle und sonst nirgendwo in der Welt entstanden ist. Aus diesem Grund scheint auch auf den ersten Blick eine Meeresinsel sehr geeignet für die Entstehung neuer Arten zu sein“ (S. 105). Selbstverständlich muß eine solche sich auf ei-

ner Insel entwickelnde neue Art von Einwanderern abstammen: „Es ist in der Tat fast allgemein Regel, daß die endemischen Tiere und Pflanzen mit denen des nächsten Festlandes oder der nächsten großen Insel verwandt sind“ (S. 399). Und unter Bezug auf Inselgruppen fährt er fort: „Wirklich überraschend ist im Fall der Galápagosinseln (und in geringerem Maße in ähnlichen Fällen) die Tatsache, daß sich die neuen Arten nach ihrer Entstehung auf einer Insel nicht rasch über die anderen verbreiteten“ (S. 401).

Der Ursprung der Arten, das heißt, die Vervielfältigung der Arten ist ein solches Schlüsselproblem in Darwins Evolutionstheorie, daß man mit Sicherheit erwarten sollte, Darwin würde eines der vierzehn Kapitel seines Buches über die *Entstehung der Arten* ausschließlich diesem Gegenstand widmen. Das ist jedoch nicht der Fall. Die Erörterung der Artbildung ist Teil von Kapitel IV, das den Titel „Natürliche Zuchtwahl“ trägt (S. 80–130) und sich hauptsächlich mit der Ursache des evolutiven Wandels und mit Divergenz befaßt. Wenn man dieses Kapitel liest, so ist man über die Unzulänglichkeit der Analyse erstaunt. Obgleich Darwin dies nicht mit so vielen Worten zum Ausdruck bringt, läßt er praktisch durchblicken, geographische Isolation und natürliche Auslese seien alternierende Mechanismen zur Erzeugung von Arten. Kurioserweise ist diese scheinbare Verwirrung von keinem modernen Historiker jemals richtig analysiert worden. Es überrascht nicht, daß viele Leser von Darwins Werk, unter ihnen Moritz Wagner, davon verwirrt wurden, und die Verwirrung hält bis heute an. Wie sonst hätte Vorzimmer (1965, S. 148) sagen können: „Natürliche Auslese ist der Name, den Darwin dem von ihm beschriebenen Artbildungsprozeß verlieh“. Darwins mangelnde Klarheit in diesem Punkt ist um so erstaunlicher, als die Speziation das charakteristischste Phänomen der „horizontalen“ Evolution ist, während die natürliche Auslese die treibende Kraft der „vertikalen“ Evolution darstellt. Darwins Artbuch sollte anscheinend den Titel *Natürliche Auslese* tragen, und unter diesem Titel wurde das Manuskript schließlich (im Jahre 1975) veröffentlicht; die Kurzfassung des Jahres 1859 dagegen erhielt den Namen *On the Origin of Species* (kurzgefaßt), was erneut stillschweigend die Gleichwertigkeit der beiden Ausdrücke impliziert. Offenbar war die Speziation für Darwin stets in erster Linie ein Aspekt der natürlichen Auslese, wie aus einer seiner Erwiderungen an Wagner auch deutlich hervorgeht.

Bevor Darwin Evolutionist wurde, d. h. zu der Zeit, als er noch Lyells Vorstellung einer vorgeschriebenen Lebensdauer für jede Art (mit plötzlichem Ursprung und ebenso plötzlichem Tod) vertrat, war für ihn die „Entstehung“ neuer Arten auf Kontinenten ein rechtes Problem. So meinte er, als er auf den flachen, keinerlei besondere Merkmale aufweisenden Ebenen Patagoniens eine zweite Art der südamerikanischen Straußenvögel *Rhea* entdeckte, ihr Ursprung müsse einem „nicht progressiven [d. h. nicht allmählichen] Wandel“ zu verdanken gewesen sein, d. h. „mit einem Schlag entstanden sein, wenn eine Art sich verändert“ (Darwin, 1980, S. 63).

In den Jahren unmittelbar nachdem er Evolutionist geworden war, erklärte Darwin die Speziation nicht nur auf Inseln, sondern auch auf Kontinenten als etwas, das durch geographische Schranken wie Ozeane, Flüsse, Gebirgszüge und Wüsten möglich gemacht wurde (vgl. *Essay*, 1844). Außerdem postulierte er, daß Teile von Kontinenten (etwa Südafrika) möglicherweise während früherer Zeitalter abgesunken und somit zeitweilig zu Archipelen geworden seien, womit die erforderliche Isolation gegeben war (*Origin*, S. 107–108), bis sie anschließend wieder angehoben wurden. Aus seinen Notizbüchern wissen wir heute, in wie starkem Maße Darwin damals die Notwendigkeit der geographischen Isolation für die Speziation akzeptiert hatte.

Man ist daher recht erstaunt, wenn man entdeckt, bis zu welchem Grad Darwin später in seinem Werk *Natural Selection* (geschrieben 1856–1858) und in *The Origin of Species* (1858–1859) seine Meinung wieder geändert hatte. Er war nunmehr völlig bereit, für viele kontinentale Arten die sympatrische Speziation aufgrund irgendeiner ökologischen, durch Standort, Jahreszeit oder Verhalten bedingten Spezialisierung zu akzeptieren. Er wandte diesen Mechanismus insbesondere auf solche Arten an, deren Verbreitungsgebiete sich leicht überschneiden oder die einfach miteinander an den Grenzen in Berührung kamen („oskulierend“). Solche Verbreitungen werden heute als *parapatrisch* bezeichnet. Sie sind vor allem in den Tropen weit verbreitet und werden heute meistens als Zonen sekundären Kontakts zuvor isolierter Arten oder beginnender Arten interpretiert. Darwin dagegen hielt es für selbstverständlich, daß sich diese Verbreitungsmuster *in situ* entwickelt hatten. „Ich zweifle nicht daran, daß viele Arten an unterschiedlichen Punkten eines absolut kontinuierlichen Areals gebildet worden sind, dessen physische Gegebenheiten in kaum wahrnehmbarer Weise von dem einen Punkt zum anderen ineinander übergehen“ (*Nat. Sel.*, S. 266). Wie er an anderer Stelle erklärt, meinte er, daß sich an einem Ende der Kette von Populationen eine Varietät entwickeln würde, an dem anderen Ende eine andere, und schließlich eine dazwischenliegende Varietät in der engen Zone, wo die beiden Hauptvarietäten aufeinandertreffen. Da die zwei Hauptvarietäten eine größere Fläche als die intermediäre Varietät einnehmen würden, würden sie dieser bald, in streng typologischer Art, durch Konkurrenz überlegen sein und damit ihre Ausmerzungen verursachen. Dadurch würde eine deutliche Diskontinuität zwischen den beiden Hauptvarietäten entstehen, und die Artbildung wäre abgeschlossen. In *Origin of Species* (S. 111) sagt er: „Die geringeren Unterschiede zwischen Varietäten wachsen zu den größeren zwischen den Arten heran . . .“ (siehe auch S. 51–52, 114, 128).

Darwins grundlegende Unterlassungssünde war, daß er die Isolation nicht in äußere geographisch-ökologische Barrieren und innere Isolationsmechanismen unterteilte. Dies wird aus einer Feststellung in *Variation* (1868, II, S. 185; dt. S. 248) sehr gut deutlich. „Nach dem Prinzip, welches dem Menschen die Notwendigkeit auferlegt, die domestizierten Varietäten während ihrer Zuchtwahl und Veredelung getrennt zu halten, würde es offenbar für Varietäten im Naturzustande, d. h. für beginnende Spezies vorteilhaft sein, wenn sie entweder in Folge einer geschlechtlichen Abneigung oder dadurch, daß sie gegenseitig steril würden, vom Vermischen abgehalten würden.“ Er übersah völlig, daß er es hier mit zwei gänzlich verschiedenen Prinzipien zu tun hatte. Haustierrassen entwickeln sich in strenger räumlicher (minigeographischer) Isolation; dagegen erklärt Darwin überhaupt nicht, wie in der Natur die genetischen Unterschiede aufgebaut werden könnten, die zu sexueller Abneigung oder gegenseitiger Sterilität führen würden.

Er setzt sich über dieselbe Schwierigkeit hinweg, wenn er Fälle anführt, in denen zwei verschiedene „Varietäten“ zusammengebracht werden und sich die Angehörigen derselben Varietät vorzugsweise miteinander paaren (*Homogamie*). Er zitiert 13 Fälle (*Nat. Sel.*, S. 258), in denen seiner Ansicht nach ein derartiges bevorzugtes Paaren beobachtet worden ist. Untersucht man die Fälle genau, so bestätigt keiner von ihnen diese Behauptung. Wenn man die ungeeigneten Fälle (etwa das Überschneiden von Arealen außerhalb der Paarungszeit) beiseite läßt, so war jede der jetzt zum Teil durch verhaltensmäßige Isolation getrennten „Varietäten“ eindeutig während einer vorangegangenen Periode der räumlichen Isolation entstanden, in der die genetische Isolation aufgebaut wurde. Darwin erkannte dies nicht, da er zu jener Zeit die Wirksamkeit der ökologischen (Vegetations-)Barrieren, einschließlich jener, die durch das Vorstoßen der Eisdecke während des Pleistozän entstanden waren, nicht zu würdigen wußte.

So viel ist sicher: Zwischen 1844 und 1856, als Darwin sein Buch *Natural Selection* zu schreiben begann, fand ein recht drastischer Wandel in seinem Denken statt. Als ich den Gründen nachzuspüren versuchte, weshalb Darwin später der Rolle der Isolation weniger Wert beimaß (Mayr, 1959b), war dies vor der Entdeckung der *Notebooks on Transmutation* und meine Analyse aus diesem Grunde einseitig und unvollständig. Ich schrieb Darwins Unsicherheit vier Faktoren zu:

1. seiner doppeldeutigen Verwendung des Ausdrucks „Varietät“, einmal zur Bezeichnung individueller Varianten und zum anderen zur Bezeichnung von Subspezies (Populationen). Von den 24 Malen, die Darwin den Ausdruck in *Origin of Species* benutzt, bezieht er sich acht Mal auf individuelle Varianten, sechs Mal auf geographische Populationen und zehn Mal auf beide (bzw. ist die Verwendung doppeldeutig);
2. seinem morphologischen (im Gegensatz zu seinem früheren, biologischen) Artbegriff;
3. seinem häufigen Verwechseln des Prozesses der Vervielfältigung von Arten mit dem der phyletischen Evolution;
4. seinem Wunsch, eine auf einem einzelnen Faktor beruhende Erklärung zu finden (wobei er sonderbarerweise die natürliche Auslese nicht als Ergänzung, sondern als Alternative zur Isolation ansah).

Sulloway (1979) stimmt mit der Wichtigkeit dieser Faktoren überein, weist aber auf vier zusätzliche Entwicklungen hin, die in die Zeitspanne zwischen 1844 und 1859 fielen und Darwins Denken beeinflussten:

1. seine taxonomische Arbeit über die Rankenfüßer, bei der sich ein morphologischer Artbegriff für ihn als praktischer erwies als ein biologischer;
2. bestimmte taktische Überlegungen, mit denen er seinen Freunden und Kollegen seine Schlußfolgerungen schmackhafter machen wollte, dazu gehörte auch die Vorstellung der (beginnenden) Art als Konkurrent und nicht als Fortpflanzungsisolat;
3. die Übertragung seiner Überlegungen von Vögeln und Säugetieren auf Wirbellose (einschließlich uniparentale Wirbellose) und auf Pflanzen; und
4. sein wachsendes Interesse an dem *Prinzip der Divergenz*, das seiner Ansicht nach die Ursache der Vielgestaltigkeit auf den höheren taxonomischen Ebenen war.

Alle vier Faktoren bestärkten Darwin darin, daß er in den Arten eher etwas sah, das verschieden (statt fortpflanzungsmäßig isoliert) ist; er sah somit keine Notwendigkeit zur Isolation, um diesen Unterschied zu erwerben. Dennoch „muß ein gewisser Grad an Trennung ... von Vorteil sein. Dies kann von einem ausgewählten Individuum und seinen Abkömmlingen ausgehen, sobald sie sich zu einer auch nur sehr geringfügig verschiedenen Varietät entwickelt haben, die verschiedene Stellen bewohnt und sich in verschiedenen Jahreszeiten fortpflanzt und sich unter ähnlichen Varietäten nur untereinander paart“ (*Nat. Sel.*, S.257; *Origin*, S.103). Wie stark Darwin dabei in einem typologischen Vorstellungsrahmen dachte, wird aus der folgenden Bemerkung sehr gut deutlich: „Wenn sich eine Varietät so kräftig entwickelt, daß sie die Mutterart an Zahl übertrifft, so hält man jene für die Art und diese für die Varietät. Es kann aber auch vorkommen, daß sie die Mutterart vollkommen ersetzt und vertilgt. Oder beide leben gleichzeitig und gelten beide als selbständige Arten“ (*Origin*, S.52). Mehrere Feststellungen Darwins, die den Gedanken an sympatrische Speziation nahelegen, scheinen ähnliche Aussagen der zeitgenössischen botanischen Literatur zu paraphrasieren (beispiels-

weise Herbert, 1837). Der Einfluß der Botaniker ist keineswegs überraschend, da Darwin in den vierziger und fünfziger Jahren wahrscheinlich mehr mit Botanikern als mit Zoologen in Berührung kam.

Offensichtlich war Darwin über die tatsächliche Rolle der Isolation während des Artbildungsprozesses recht unsicher. Er war aber keinesfalls der einzige. In einer Rezension von Darwins *Entstehung der Arten* sagte Owen: „Isolation, sagt Herr Darwin, ist ein wichtiges Element im Vorgang der natürlichen Zuchtwahl, wie aber kann man auswählen, wenn etwas isoliert ist?“ Darwin hatte dies so natürlich nicht gesagt, aber er behandelte die geographische Artbildung tatsächlich in seinem Kapitel über natürliche Zuchtwahl. Hopkins, ein anderer Kritiker, schlägt einen Prozeß der sympatrischen Speziation durch Homogamie vor: „Wenn man beweisen könnte, daß es bei den perfekteren und robusteren Individuen jeder Art eine vorherrschende Neigung gibt, sich mit Individuen, die wie sie selbst sind, zu paaren, um ihre Art fortzusetzen, dann muß man die notwendige Existenz der natürlichen Zuchtwahl als eine wirkende Ursache zugeben.“ Was Darwins Kritiker, und sogar Huxley und andere Freunde Darwins, beständig verwirrte, war, wie die Fruchtbarkeit der Angehörigen einer Art untereinander, einschließlich der Fruchtbarkeit intraspezifischer Varietäten, zu Unfruchtbarkeit werden konnte. Darwin hatte diese Kritik dadurch provoziert, daß er fortwährend unterstrich, Varietäten würden allmählich zu Arten, an keiner Stelle aber überzeugende Erläuterungen über den allmählichen Vorgang der geographischen Speziation gab.

Darwin gab den Begriff der geographischen Speziation niemals völlig auf, aber er mißt ihm in der sechsten Auflage von *Origin of Species* (1872) noch weniger Bedeutung bei als in der ersten. Daß er immer weniger auf die geographische Isolation baute, geht auch aus seiner Korrespondenz mit Wagner, Weismann und Semper hervor. Darwin behandelte die Artbildung immer mehr als einen Anpassungsvorgang, einen Aspekt des Divergenzprinzips und verzichtete auf jeden Hinweis auf die Notwendigkeit des Erwerbs von Fortpflanzungsisolation. Ghiselin (1969, S. 101) sagte sehr richtig: „Es gibt keine hieb- und stichfesten Beweise dafür, daß er [als er *Origin of Species* schrieb] die Art als fortpflanzungsmäßig isolierte Populationen verstand“. Seine eigenen empirischen Beobachtungen hatten ihm ein ums andere Mal gezeigt, daß Inseln bevorzugte Orte für den Ursprung neuer Arten waren, aber er dachte nicht mehr darüber nach, wie wichtig die räumliche Isolation für den genetischen Aufbau von Isolationsmechanismen ist. Dies führte schließlich zu einer langwierigen Kontroverse mit Moritz Wagner (siehe Kapitel 11).

Darwins wichtigste Gedanken über Speziation und Evolution hatten sich im Verlauf einiger weniger Jahre (1837–1839) herauskristallisiert, allerdings änderte er sie dann weiter ab. 1844 war er endlich soweit, daß er ein wichtiges, 230 handgeschriebene Seiten umfassendes Essay zusammenstellen konnte, das den Kern dessen enthält, was schließlich als *Origin of Species* publiziert wurde [10]. Darwin war von der Bedeutung dieses Manuskripts so überzeugt, daß er seiner Frau Anweisungen gab, es im Falle seines Todes veröffentlichen zu lassen. Doch vorerst wagte er dieses subversive Dokument nur einem einzigen Menschen zu zeigen, dem Botaniker Joseph D. Hooker. Fünfzehn weitere Jahre vergingen, bis Darwin seine Theorien schließlich veröffentlichte, und diese Zeit wäre zweifellos noch länger gewesen, wäre nicht ein Ereignis eingetreten, das Darwin zwang, sein Zögern aufzugeben. Dies soll im folgenden beschrieben werden. Darwin war davon überzeugt, die ganze Welt sei gegen die Evolution, und so sah er keinen Grund zu dringender Eile bei der Publikation seiner Ansichten. Doch er schätzte die Si-

tuation falsch ein. Der gewaltige Erfolg von Chambers' *Vestiges* hätte ihn warnen und darauf aufmerksam machen sollen, daß ein sehr viel größeres Interesse an der Evolution bestand, als er sich vorstellte, und daß ein anderer unabhängig von ihm auf ähnliche Gedanken kommen würde. In der Tat gab es jemand: Alfred Russel Wallace (1823–1913).

Alfred Russel Wallace

Seit 1858 hat man sich nicht genug über das außerordentliche Zusammentreffen wundern können, daß ein anderer Naturforscher eine Auslegung der Evolution vorbrachte, die der Darwins in so ungeheuer bemerkenswerter Weise ähnelte. In fast jeder Hinsicht waren die beiden Männer so verschieden wie es zwei Menschen überhaupt nur sein können: Darwin, wohlhabend, aus guter Familie stammend, mit jahrelanger Collegeausbildung, Privatgelehrter, konnte seine ganze Zeit der Forschung widmen; Wallace, Sohn eines armen Vaters, aus dem unteren Mittelstand kommend (im viktorianischen England ein sehr wichtiger Faktor), ohne höhere Bildung, niemals besonders mit weltlichen Gütern gesegnet, mußte immer für seinen Unterhalt arbeiten, die längste Zeit in dem gefahrenreichen Beruf eines Vogel- und Insektensammlers in fieberverseuchten tropischen Ländern. Aber sie hatten einige entscheidende Punkte gemein: Beide waren sie Engländer, beide hatten sie Lyell und Malthus gelesen, beide waren sie Naturbeobachter und als naturgeschichtliche Sammler auf tropischen Archipelen tätig gewesen. Mehr über Wallace soll später im Zusammenhang mit der Beschreibung seiner unabhängig erfolgten Entdeckung des Prinzips der natürlichen Auslese gesagt werden, an dieser Stelle ist lediglich die Rolle zu nennen, die Wallace dadurch spielte, daß er Darwin zwang, die Veröffentlichung seines Art-Buches zu beschleunigen [11].

Wallace verließ die Lateinschule im Alter von dreizehn Jahren und arbeitete während der nächsten sieben Jahre als Assistent seines Bruders, der Landmesser war. Bei seiner Vermessungstätigkeit streifte er durch Moore und Gebirge und wurde zu einem begeisterten Naturbeobachter. Zuerst sammelte er Pflanzen, doch nachdem er mit dem passionierten Entomologen Henry Walter Bates Freundschaft geschlossen hatte, erweiterte er sein Interessengebiet um Schmetterlinge und Käfer. Noch mehr als Darwin bezog Wallace seinen wichtigsten Antrieb aus Büchern [12]. Darwins *Journal of Researches* und Humboldts Reiseberichte inspirierten die beiden jungen Naturforscher so sehr, daß sie im April 1848 zu einer Reise in das Amazonastal aufbrachen, und zwar mit der gut umrissenen Zielsetzung, „Tatsachen zu sammeln, wie Herr Wallace das in einem seiner Briefe ausdrückte, die dazu dienen, das Problem des Ursprungs der Arten zu lösen, ein Thema, über das wir [nach Lektüre der *Vestiges* im Herbst 1845] viel gesprochen und miteinander korrespondiert hatten“ (Bates, 1863, S. vii). Die mächtigen Nebenflüsse des Amazonasflusses zerschneiden das gesamte Flußbecken in Waldinseln, so daß viele Artengruppen wie auf einem Archipel in parapatrischer Weise verteilt sind. Mehr als fünfzig Jahre später schwelgte Wallace in Erinnerungen daran und schrieb: „Seitdem ich vor meiner Reise zum Amazonas die *Vestiges of Creation* gelesen hatte, dachte ich immer wieder weiter über das große Geheimnis nach, durch welche tatsächlichen Schritte jede neue Art mit all ihren besonderen Anpassungen an die Gegebenheiten ihrer Existenz geschaffen worden war ... Ich selbst war der Ansicht, [jede Art] sei eine unmittelbare Modifikation der zuvor bestehenden Art durch den gewöhnlichen Fortpflanzungsprozeß,

wie in *Vestiges of Creation* argumentiert worden ist. „Da Wallace kein orthodoxer Christ war, hatte er weit weniger Schwierigkeiten damit, die Evolution der Arten zu akzeptieren, als Lyell oder Agassiz.“

Wie weit die Tatsachen der Artverbreitung im Amazonasgebiet Wallace dabei halfen, seinen Ideen eine feste Form zu geben, werden wir niemals wissen. Als Wallace vier Jahre später Bates am Amazonas zurückließ, um nach England zurückzukehren, ereilte ihn eine Katastrophe: Auf dem Schiff, mit dem er reiste, brach ein Feuer aus (6. August 1852), es sank, und mit ihm Wallaces ganze großartige Sammlung sowie die meisten seiner Tagebücher, Notizen und Skizzen. Aus dem Gedächtnis legte Wallace jedoch dar, das Verbreitungsgebiet jeder der zahlreichen eng miteinander verwandten Arten von Affen, schlecht fliegenden Vögeln und Schmetterlingen sei vom Amazonas und seinen Nebenflüssen begrenzt gewesen. Ungebrochen von dem niederschmetternden Erlebnis des Verlustes nahezu aller Früchte seiner vierjährigen Arbeit in Südamerika, machte Wallace sofort Pläne für eine neue Expedition und suchte sorgsam den Malayischen Archipel als den am besten geeigneten Ort für das Studium des Ursprungs der Arten aus (McKinney, 1972, S. 27). Anfang März 1854 verließ er England, und weniger als ein Jahr später (im Februar 1855) schrieb er seinen berühmten Aufsatz „Über das Gesetz, welches das Entstehen neuer Arten reguliert hat“. An seinen Freund Bates, mit dem er offensichtlich sowohl vor als auch während ihres Aufenthalts im Amazonasgebiet über Evolution diskutiert hatte, schrieb er: „Für Personen, die nicht viel über den Gegenstand nachgedacht haben, meine ich, wird mein Aufsatz über die Aufeinanderfolge von Arten nicht so klar sein wie für Sie. Dieser Aufsatz ist natürlich nur die Ankündigung der Theorie, nicht ihre Entwicklung.“

Wallace hatte sich eigentlich vorgenommen, Lyells Problem der „Entstehung neuer Arten“ zu lösen. Wie wir heute aus seinen unveröffentlichten Notizbüchern wissen (McKinney, 1972), hatte er bereits 1854 Lyells Feststellung abgelehnt, Arten variierten lediglich innerhalb bestimmter Grenzen, und war zu dem Ergebnis einer sehr langsamen, kontinuierlichen Veränderung der organischen Welt über außergewöhnlich lange Zeitspannen hinweg gelangt. Die Ablehnung der Konstanz von Arten würde es ihm zwar erlauben, die Lamarcksche vertikale Evolution zu übernehmen, doch löste dies noch nicht das Problem der Substituierung ausgestorbener Arten. Die Entstehung neuer Arten blieb weiterhin ein Rätsel, und Wallace nahm sich vor, es zu lösen. Wie er in seinem Aufsatz aus dem Jahre 1855 deutlich darlegte, gab ihm die Geographie, d. h. gaben ihm seine Beobachtungen über die Verbreitung in Amazonien und auf dem malayischen Archipel die Antwort: „Fast unabänderlich [wird] die nächstverwandte Art an derselben oder in der Nähe liegenden Örtlichkeiten gefunden, und es ist daher die natürliche Folge der Arten durch Verwandtschaft auch eine geographische.“ Aus dieser Beobachtung leitet er das folgende Gesetz ab: *Eine jede Art ist sowohl dem Raume als auch der Zeit nach zugleich mit einer vorher existierenden nahe verwandten Art in Erscheinung getreten* (Zit. nach Darwin-Wallace, 1959, S. 38/39). Mit seiner Ausdrucksweise „an derselben oder in der Nähe liegenden Örtlichkeiten“ versäumte Wallace es, die strikt geographische Lokalisierung beginnender Arten deutlich festzuhalten. Wagner hatte dies sehr viel klarer gesehen. Nichtsdestoweniger führt der Vorgang des Aufspaltens einer Elternart in zwei oder mehr Tochterarten, rückwärts gelesen, automatisch zu dem Konzept der gemeinsamen Abstammung und der Stammbäume. Kurzgesagt, Wallace hatte auf rein empirischer Grundlage, nämlich von dem Verteilungsmuster eng verwandter Arten ausgehend, kühn eine Evolutionstheorie skizziert.

Darwin und Wallace gingen somit völlig neu, wenn auch auf einer von Lyell geschaffenen Grundlage, an den Evolutionismus heran. Statt zu versuchen, das Problem des Ursprungs der Vielfalt auf dem Wege über den Ursprung neuer organischer Haupttypen oder auf dem Wege über einen Vergleich von Taxa in der Zeitdimension (vertikal) zu lösen, verglichen sie zeitgenössische Taxa in der geographischen Dimension, d.h. sie verglichen einander geographisch substituierende Populationen und Arten.

Welche Wirkung hatte Wallaces Veröffentlichung aus dem Jahre 1855 auf Darwins Tun und Denken?

Darwins Zaudern

Während der zwanzig Jahre nach 1837 sprach Darwin niemals über Evolution. Sein Interesse galt dem Artproblem, und in den Briefen an seine Freunde bezog er sich auf sein zukünftiges Buch stets als „das Artenbuch“. Können Arten sich verändern und kann eine Art in eine andere Art transmutiert werden? Dies sind die konkreten Fragen, die Darwin stellte, und um sie überzeugend beantworten zu können, meinte er, sei es notwendig, eine überwältigende Menge an Belegmaterial zusammenzutragen. Hatten nicht Lamarck und Chambers ebenfalls die Existenz einer Evolution vorgeschlagen, ohne irgend jemanden zu überzeugen?

Bedenkt man, daß Darwin 1837 zum Evolutionisten wurde und seine Theorie der natürlichen Zuchtwahl im September 1838 konzipierte, so würde man meinen, er würde diese, die wichtigste Theorie der Biologie, so schnell wie möglich zum Druck geben. Statt dessen verschob er die Veröffentlichung zwanzig Jahre lang und wurde nur durch die Umstände dazu gezwungen, den entscheidenden Schritt zu tun. Warum dieses unglaubliche Zaudern? Es gibt eine Reihe von Gründen. Zunächst war Darwin verpflichtet, seinen geologischen Forschungen Vorrang einzuräumen, die bereits gut vorangekommen waren und zu den *Beagle*-Berichten gehörten. Nachdem er seine geologischen Verpflichtungen erfüllt hatte, begann er jedoch 1846 mit der Arbeit über die Rankenfüßer (Cirripedia) und widmete die nächsten acht Jahre seines Lebens diesem Gegenstand, statt sich nun endlich mit seinem Artenbuch zu befassen. An dieser Stelle ist es erforderlich, eine Reihe von Fragen zu stellen. Erstens: War Darwin im Jahre 1846 wirklich hinreichend vorbereitet, um mit dem Schreiben seines Artenbuchs zu beginnen? Die Antwort lautet ohne Frage, daß er es nicht war, wie er selbst wiederholt in seinen Briefen hervorhebt, und wie auch aus der Tatsache deutlich wird, daß er eifrig fortfuhr, Fakten zu sammeln. Selbst einige seiner grundlegenden Ideen waren noch nicht völlig ausgereift, etwa das „Prinzip der Divergenz“, das ihm allem Anschein nach erst in den fünfziger Jahren einfiel.

Die zweite Frage ist: Warum konzentriert sich Darwin nicht wenigstens darauf, das noch erforderliche Material für das Artenbuch zusammenzubekommen, statt eine solche Unmenge Zeit in die Rankenfüßer-Arbeit zu stecken? Ein Blick auf die zeitgenössische Szene weckt in mir den Verdacht, daß Darwin im wahrsten Sinne des Wortes Angst davor hatte, seine Ansichten zu veröffentlichen. Das intellektuelle Klima in England war für die Aufnahme seiner Theorie alles andere als günstig. Chambers' im Jahre 1844 veröffentlichtes Buch *Vestiges of the Natural History of Creation* wurde seiner deistischen Empfindungen zum Trotz von allen Rezensenten unbarmherzig verrissen. Die führenden Wissenschaftler in England, unter ihnen Darwins engste Freunde Lyell, Hooker

und (zu jener Zeit) sogar Huxley, standen der Evolution fast einstimmig ablehnend gegenüber. Aber es war gar nicht einmal die Evolution als solche, die so schwer zu verteidigen war, sondern vielmehr ihre rein materialistische Erklärung durch die natürliche Zuchtwahl. Gruber hat sehr gut beschrieben (1974, S. 35–45), wie deutlich Darwin sich bewußt war, welch einen Proteststurm diese Theorie heraufbeschwören würde. In der Tat wurde die natürliche Zuchtwahl nach der Veröffentlichung von *Origin of Species*, wie wir gleich sehen werden, von fast niemand in England akzeptiert, mit Ausnahme von Wallace, Hooker und einigen wenigen anderen Naturforschern.

Die dritte Frage lautet: Warum verwandte Darwin so viel Zeit auf eine anscheinend unbedeutende Gruppe wie die Rankenfüßer? Die Antwort darauf besteht vermutlich aus drei Teilen. Erstens ist es mehr als offensichtlich, daß Darwin, als er mit der Arbeit über eine Rankenfüßergattung, die er in Chile gesammelt hatte, begann, nicht die geringste Absicht hatte, acht Jahre auf diese Gruppe zu verwenden. Da er jedoch nicht ernsthaft an einer anderen Arbeit zu tun hatte, erschien es ihm für ein volles Verständnis dieser chilenischen Gattung angebracht, deren nahe und entfernte Verwandten zu studieren und schließlich eine Monographie über die ganze Gruppe vorzubereiten. Darüber hinaus war er der Ansicht, daß es seinen Ansichten Gewicht verleihen würde, wenn er sich als Systematiker einen Namen machen könne. Die anschließende Verleihung der Copley-Medaille der Royal Society für seine Arbeit ist ein Beweis für die Richtigkeit dieser Überlegung. Schließlich meinte er, die Arbeit über die Rankenfüßer trüge zum Verständnis der Variation, der vergleichenden Morphologie, des Artbegriffs und der Unvollständigkeit des geologischen Fundmaterials bei. Es gibt kaum einen Zweifel daran, daß seine Studien an den Rankenfüßern viel zu seiner Erfahrung und seinem Können beitrugen und daß, wie Ghiselin sagte, „die fertige Arbeit nicht weniger als ein rigoroser und umfassender kritischer Test für eine umfassende Theorie der Evolutionsbiologie war“ (1969, S. 129). Dennoch erklärt dies nicht, warum Darwin die enorm lange Zeitspanne von acht Jahren auf dieses Vorhaben verwandte. Hier kann man lediglich vermuten, er habe sehr wohl das Gefühl gehabt, daß er sozusagen einen Tiger am Schwanz gepackt hielt. Er konnte einfach nicht den richtigen Absprung finden; und da er immer scheinbar so dicht daran war, die Monographien abzuschließen, hätte er eine Menge investierter Zeit und Arbeit verloren, wenn er früher aufgehört hätte. Doch selbstverständlich begann Darwin die Rankenfüßerarbeit nicht mit der Idee, daß dies eine ausgezeichnete Gelegenheit sei, Erfahrungen zu machen, die er – rückblickend gesehen – tatsächlich aus dem Studium dieser Gruppe gewann.

Obgleich Darwin während der 21 Jahre zwischen März 1837 (als er die Speziation zum ersten Mal verstand) und August 1858 (als der Aufsatz in der Linnean Society veröffentlicht wurde) nichts über Arten und Artbildung publizierte, beschäftigte ihn das Artproblem ununterbrochen, wie wir nunmehr seinen Notizbüchern und seiner Korrespondenz entnehmen können. Er wußte, daß der Ursprung der Arten der Schlüssel zur Evolutionsfrage war, aber er war noch unsicher hinsichtlich der Bedeutung der Art und des Artbildungsprozesses.

Um 1854 hatte Darwin seine Rankenfüßerarbeit im wesentlichen abgeschlossen und begann sich auf das Sortieren seiner Notizen über das Artproblem zu konzentrieren. Man sollte meinen, die Veröffentlichung von Wallaces Aufsatz über die „Entstehung neuer Arten“ (1855) würde ihn aufrühren, etwas zu unternehmen, doch das war nicht der Fall. Darwin reagierte auf diesen wegbereitenden Aufsatz erst zwei Jahre später und auch dann nur deshalb, weil Wallace selbst ihm schrieb, verwundert, warum er so wenig

Widerhall gefunden hatte. Am 1. Mai 1857 antwortete Darwin ihm: „[Ich] kann deutlich erkennen, daß unsere Gedanken ziemlich gleich gewesen sind und daß wir bis zu einem gewissen Maße auch zu ähnlichen Schlüssen gekommen sind . . . stimme ich der Richtigkeit beinahe jedes Wortes in dem Aufsatz zu . . . Ich bereite jetzt mein Buch zur Herausgabe vor, finde aber den Gegenstand so ungeheuer groß, daß ich . . . doch vermute, daß ich nicht vor zwei Jahren anfangen lassen kann zu drucken (*LLD*, S. 95–96; dt. *LLD*, II, S. 92).

Es gab jedoch einen Menschen, der durch die Lektüre von Wallaces Aufsatz recht gründlich aufgerüttelt wurde – das war Charles Lyell. Noch 1851 hatte Lyell in einem Vortrag heftig jegliches Zugeständnis an den Evolutionsgedanken abgelehnt. Inzwischen hatte er jedoch von Dezember 1853 bis März 1854 Madeira und die Kanarischen Inseln besucht, in erster Linie, um den Vulkanismus zu studieren, doch hatte er dort persönlich erfahren, was von Buch, Darwin und andere Naturforscher beschrieben hatten – die extreme lokale Begrenztheit jeder Tierart auf der Insel: „Madeira ist wie die Galápagos-Inseln: jede Insel und jeder Felsen von einer deutlich anderen Art bewohnt“, schrieb er in sein Tagebuch (Wilson, 1970). Während er, nach England zurückgekehrt, noch dabei war, seine Beobachtungen und Sammlungen zu bearbeiten, las er am 26. November 1855 Wallaces Aufsatz, und es ist klar, daß ihn dessen These aufs höchste erregte. Er fing sofort eine Reihe von Notizbüchern über die Artfrage an, in denen er die Resultate seiner Lektüre und seine Zweifel niederschrieb. Schließlich entschloß er sich, Darwin in Down House zu besuchen und sich dort ausführlich über dessen Studien unterrichten zu lassen. Darwin wußte, wie sehr sich seine eigenen Gedanken im Widerspruch zu denen Lyells befanden, und hatte das Problem des Ursprungs der Arten daher mit Lyell nicht so diskutiert, wie er dies mit Hooker getan hatte. Am 16. April 1856 gab Darwin Lyell nun eine umfassende Darstellung seiner Ideen. Obgleich Lyell offenbar noch nicht überzeugt war, drängte er dennoch Darwin mit allem Nachdruck zur Veröffentlichung seiner Vorstellungen, sofern er nicht wolle, daß ihm ein anderer zuvorkomme. Nachdem der Hauptgrund für sein Zögern nunmehr ausgeräumt war, begann Darwin einen Monat später, im Mai 1856, sein großes Artenbuch zu schreiben.

Zwei Jahre später, im Juni 1858, als Darwin den ersten Entwurf von zehn und einem halben Kapitel fertiggestellt hatte, stürzte für ihn der Himmel ein. Er erhielt einen Brief von Wallace und mit ihm zusammen ein Manuskript mit dem Titel „Über die Tendenz der Varietäten, unbegrenzt von dem Originaltypus abzuweichen“. In seinem Brief schrieb Wallace, Darwin möge seinen Aufsatz, wenn er ihn für neuartig und interessant genug halte, an Lyell senden und, vermutlich, veröffentlichen lassen (der Originalbrief von Wallace existiert nicht mehr). Darwin sandte Wallaces Aufsatz am 18. Juni an Lyell. In seinem Begleitbrief schreibt er: „Ihre Worte, daß man mir zuvorkommen würde, sind in Erfüllung gegangen . . . Ich habe niemals ein auffallenderes Zusammentreffen gesehen; wenn Wallace meine handschriftliche Skizze vom Jahre 1842 hätte, würde er nicht haben einen besseren kürzeren Auszug machen können! . . . Es wird denn damit meine ganze Originalität, welchen Umfang sie auch haben mag, vernichtet werden.“

Es gehört zu den bekannten Begebenheiten in der Biologie, daß Lyell und Hooker am 1. Juli 1858 Wallaces Aufsatz zusammen mit Auszügen aus Darwins *Essay* des Jahres 1844 und eines Briefes, den Darwin am 5. September 1857 an Asa Gray geschrieben hatte, der Linnean Society of London vorlegten. Die Ausgabe der *Proceedings*, die diese verschiedenen Dokumente enthielt, erschien am 20. August. Es ist interessant und bedeutsam, daß weder Darwin noch Wallace in diesen Dokumenten irgendeinen Versuch

machten, die Evolution zu demonstrieren. Es ging ihnen hier in erster Linie um den Evolutionsmechanismus. Darwin beginnt mit einer langen Erörterung über Varietäten und ihre Erzeugung, Wallace mit einer Abhandlung über das Gleichgewicht der Natur, das das Ergebnis des Kampfes ums Dasein ist. Im Fall von Wallace war dies völlig logisch, da sein Aufsatz aus dem Jahre 1858 deutlich eine Fortsetzung seines Aufsatzes aus dem Jahre 1855 war, in dem er sich unmißverständlich zugunsten der Evolution ausgesprochen hatte.

Die Veröffentlichung von Darwins *Über die Entstehung der Arten*

Die gemeinsame Veröffentlichung der Aufsätze von Wallace und Darwin, in denen diese die revolutionäre Theorie der Evolution durch natürliche Auslese vorschlugen, hatte erstaunlich wenig Effekt. Der Vorsitzende der Linnean Society sagte in seinem Jahresbericht 1858: „Das Jahr . . . ist in der Tat nicht durch eine jener auffallenden Entdeckungen geprägt gewesen, die sofort das wissenschaftliche Fachgebiet, mit dem sie zu tun haben, revolutioniert.“ Der Ornithologe Alfred Newton behauptete dreißig Jahre später, er sei eine Ausnahme gewesen und habe in den Schriften „eine vollkommen einfache Lösung für alle Schwierigkeiten, die mich während der vergangenen Monate gequält hatten“ gefunden (Newton, 1888); in der Tat überredete er H. B. Tristram, die Substrat-Anpassungen von Lerchen mit der Wirkung der natürlichen Auslese zu erklären.

Da, soweit es um die Veröffentlichung des großen Artenbuchs ging, kein Ende abzusehen zu sein schien, drängten Lyell und Hooker Darwin, er möge für eine der Zeitschriften einen kurzen Auszug schreiben. Um es kurz zu machen; der zwischen Juli 1858 und März 1859 geschriebene „Auszug“ wurde zu *Origin of Species* – einem Text von 490 Seiten. Zwar bestand Darwin noch immer darauf, es handle sich nur um einen Auszug, gab aber schließlich doch den Bitten des Verlegers, John Murray, nach und strich das Wort „Auszug“ aus dem Titel. Der Band wurde am 24. November 1859 veröffentlicht, und die gesamte Auflage von 1250 Exemplaren sofort vom Einzelhandel subskribiert. Die nächsten drei Auflagen (1860–1866) brachten keine größeren Revisionen, die fünfte Auflage (1869) enthielt eine ganze Reihe von Veränderungen und die letzte (sechste) Auflage (1872) noch weitere Änderungen sowie ein zusätzliches Kapitel. Inzwischen war Darwin aber so stark von seinen anderen Interessen in Anspruch genommen, insbesondere war er mit seinen botanischen Studien und seiner Arbeit über Verhalten so beschäftigt, daß er keine weitere Überarbeitungen von *Origin of Species* mehr vornahm. Seine späteren Veröffentlichungen, insbesondere *The Expression of Emotions in Man and Animals* (1872) und *The Effects of Cross and Self-Fertilization in the Vegetable Kingdom* (1876)* waren derart bahnbrechend und hervorragend, daß sie, zusammen mit Darwins Korallen-Riff-Theorie und seiner Rankenfüßer-Monographie, ihn – wie sehr richtig gesagt worden ist – auch dann berühmt gemacht hätten, wenn er die Evolution durch natürliche Auslese nicht vorgeschlagen hätte. Die Behauptung eines seiner Gegner, Darwin habe sich in diese späteren Forschungstätigkeiten geflüchtet, nachdem er in bezug auf seine Evolutionstheorie von seinen Gegnern geschlagen worden sei, ist völlig aus der Luft gegriffen.

* Deutsche Ausgaben: Der Ausdruck der Gemütsbewegungen bei den Menschen und den Tieren (1874) und Die Wirkung der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich (1877)

Man hat häufig darauf hingewiesen, wie unverständlich es ist, daß keiner der großen Zoologen, ob Physiologe, Embryologe oder Zytologe, auch nur den geringsten Beitrag zur Evolutionstheorie geleistet hat, und daß sie alle (zumindest im 19. Jahrhundert) das gesamte Problem der Evolution restlos mißverstanden haben. Wie bemerkenswert – so heißt es auch – daß zwei solche „regelrechten Amateure“ wie Darwin und Wallace die Lösung fanden!

Es gibt mehrere Antworten zur Erklärung dieser sonderbaren Erscheinung; die einfachste ist zweifellos die, daß Physiologen, Embryologen und in der Tat die Mehrheit der Experimentalbiologen, es mit funktionalen Phänomenen zu tun haben und sich nur sehr indirekt mit der Evolution konfrontiert sehen. Der Naturbeobachter jedoch stößt auf Schritt und Tritt auf Evolutionsfragen. Kein Wunder, daß dies die Frage ist, die ihn am stärksten interessiert; kein Wunder, daß seine konstante Aufmerksamkeit dieser Problematik gegenüber ihn weit besser in die Lage versetzt, die richtigen Fragen zu stellen und Antworten und Lösungen zu finden, als den Experimentalbiologen. Und schließlich: Darwin und Wallace waren alles andere als Amateure, sie waren Naturforscher und als solche ausgezeichnet geschulte Fachleute.

Dies mag eine Erklärung dafür liefern, warum Bernard, Helmholtz und Hertwig in Fragen der Evolution so restlos versagten. Es erklärt aber gewiß nicht, warum Owen, von Baer, Ehrenberg, Leuckart oder einer der anderen großen Systematiker und vergleichenden Anatomen des 19. Jahrhunderts so blind waren. Vermutlich gab es mannigfaltige Gründe für ihr Versagen. Im Falle von Owen und Agassiz war es fraglos eine übermäßig starke vorstellungsmäßige Bindung an alternative Auslegungen; im Fall führender deutscher Zoologen wie Müller, Leuckart und so weiter mag es eine Gegenreaktion gegen die ungezügelte Spekulation der Naturphilosophen gewesen sein. Die wenigen theoretischen Überlegungen, die diese Zoologen anstellten, standen im Zusammenhang mit der Theorie der Morphologie und des Informationsgehalts der ontogenetischen Entwicklung. Sie waren nicht an größeren Fragen interessiert. Und noch wichtiger: keiner von ihnen war wirklich ein Erforscher natürlicher Populationen.

10 Darwins Beweismaterial für Evolution und gemeinsame Abstammung

Darwin war sich völlig darüber klar, wie revolutionär seine Resultate waren. Er wußte, daß sie auf massiven Widerstand stoßen würden und daß er seine Gegner sozusagen im Sturm nehmen mußte, wenn er die Oberhand gewinnen wollte. Darum verwandte er zwanzig Jahre darauf, Beweismaterial anzusammeln und die Logik seiner Beweise zu vervollkommen. Wahrscheinlich würden nicht viele heutige Lehrbuchautoren die Strategie anwenden, deren Darwin sich bediente, indem er zuerst den Evolutionsmechanismus erörterte und erst in den späteren Kapiteln seines Buches *Origin of Species* das Beweismaterial zugunsten der These des evolutiven Wandels behandelte, doch stand diese mit der vorherrschenden Wissenschaftsphilosophie seiner Zeit im Einklang (Hodge, 1977).

Nicht alle, die sich in der Vergangenheit dem Studium von Darwins *Origin of Species* gewidmet haben, erkannten, daß es darin nicht um eine monolithische Evolutionstheorie, sondern vielmehr um einen ganzen Komplex mehr oder weniger unabhängiger Theorien geht, die wir weiter unten im einzelnen analysieren wollen (siehe Kapitel 11). Zu ihnen gehören die Speziationstheorie sowie die Theorien der gemeinsamen Abstammung, der allmählichen Evolution und der natürlichen Auslese – ganz abgesehen von der grundlegenden These, daß die Welt des Lebens nicht statisch ist, sondern sich entwickelt, und daß dies auch für die Arten gilt, aus denen sie sich zusammensetzt. Für jede einzelne dieser Theorien mußte Darwin Beweise vorbringen und alle möglichen Alternativen widerlegen. Vor allem mußte er versuchen, die Ideologie des Schöpfungsglaubens zu entkräften, die Mitte des 19. Jahrhunderts in England immer noch vorherrschend war – wenn auch häufig unter einem anderen Namen verborgen. Deshalb sagte Darwin in *Origin of Species* (S. 459): „Dieses ganze Werk ist nichts weiter . . . als eine lange Kette von Beweisen“ (siehe auch Gillespie, 1979). Es ist unmöglich, einen vollständigen Abriß alles dessen zu geben, was Darwin auf den 490 Seiten seines Buches vortrug, doch will ich versuchen zu beschreiben, von welcher Art von Beweisen Darwin annahm, sie würden seine Thesen untermauern, und wie dies mit dem biologischen Wissen seiner Zeit zusammenpaßte. Ich werde mit dem Problem einer evolvierenden Welt beginnen. Wie wir gesehen haben, war Darwin nicht der erste, der eine Evolutionstheorie aufstellte. Aber er war der erste, der nicht nur einen praktisch möglichen Mechanismus vorschlug, nämlich die natürliche Auslese (siehe Kapitel 11), sondern auch derart überwältigendes Beweismaterial vorlegte, daß es binnen zehn Jahren nach 1859 kaum einen einzigen kompetenten Biologen mehr gab, der die Tatsache der Evolution nicht akzeptierte.

Das Beweismaterial für die Evolution des Lebens

Der grundlegende, unmittelbare Beweis für evolutiven Wandel ist zweifacher Art: für die horizontale Evolution ist es die Nicht-Konstanz der Arten, wie sie sich aus der geographischen Forschung ergibt; für die vertikale Evolution das Fossilienmaterial, das die geologische Forschung zutagefordert. Ich habe weiter oben bereits Darwins Auslegung der Frage der Nicht-Konstanz (Vervielfältigung) der Arten erörtert und will mich nunmehr den Fossilienfunden zuwenden.

Die Unvollständigkeit des Fossilienmaterials

In den Jahren, die Darwin auf der *Beagle* verbrachte, und auch unmittelbar nach seiner Rückkehr, war er in erster Linie Geologe. Er hatte Lyells *Principles of Geology* systematisch und mit Begeisterung gelesen und war daher mit den geologischen Problemen der Erdgeschichte gründlich vertraut. Da die Geologie zu jener Zeit der blühendste Zweig der Naturgeschichte war, hatte sie in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts gewaltige Fortschritte gemacht. Es bestand kein Zweifel mehr daran, daß die Erde Millionen von Jahren alt war; aber war sie auch wirklich so alt, daß die Entwicklung der enormen Vielfalt der Welt des Lebens durch allmähliche Evolution stattgefunden haben konnte, wie Darwins Theorie dies erforderte? Würde es nicht notwendig sein, das Vorkommen von Evolutionssprüngen zu postulieren?

Die Fossilien wurden für beide Zwecke benutzt: einmal, um die Theorie der Evolution zu widerlegen (etwa Cuvier, Agassiz, Bronn und alle britischen Geologen) und zum anderen, um sie zu bestätigen (etwa Chambers und Wallace). So war es nur natürlich, daß Darwin zwei Kapitel seines Buches dem geologischen Beweismaterial zugunsten der Evolution widmete. Schon von seinen frühesten Schriften an hatte sich Darwin die Strategie zu eigen gemacht, alle denkmöglichen Einwände gegen seine Theorie vorwegzunehmen und zu beantworten, bevor sie überhaupt erhoben worden waren. Die Einwände, die die Geologen vorbrachten, waren derart zahlreich und so schwerwiegend, daß Darwin sein gesamtes Kapitel IX auf ihre Widerlegung verwandte.

Lassen Sie mich mit dem Problem des Alters der Erde beginnen. Lyell hatte, in Anlehnung an Hutton, ein unbegrenztes Alter der Erde postuliert. Darwin dachte in der Größenordnung von mehreren Milliarden Jahren. Um eine zirkuläre Beweisführung zu vermeiden, versuchte er, seine Behauptung mit Hilfe rein geologischer Daten zu beweisen. Er legte konkrete Zahlen über die gewaltige Dicke der geologischen Schichten vor sowie über die Langsamkeit, mit der sie sich ablagern, oder mit der Erosion stattfindet – dies alles ein eindrucksvoller geologischer Beweis zugunsten des ungeheuren Erdalters. Darwin war zufrieden, daß somit hinreichend Zeit zur Verfügung stand, in der sich alle beobachteten evolutiven Phänomene hatten herausbilden können, selbst wenn man eine langsame und allmähliche Evolution zugrundelegte. Seine tatsächlichen Zahlen lagen eher zu hoch als zu niedrig, bewegten sich aber in der richtigen Größenordnung. Zum Beispiel rechnete er aus, daß die Denudation des Weald in Südengland 300 Millionen Jahre gedauert haben dürfte; die besten heutigen Schätzwerte liegen bei 70–140 Millionen Jahren.

Während sich Darwin maximal um einen Faktor von zwei bis vier irrte, verschätzten sich die Physiker seiner Zeit um mehrere Größenordnungen. William Thomson (später

Lord Kelvin) kam durch Berechnung der Abkühlgeschwindigkeit eines Körpers von der Größe der Erde (auf Sonnenwärme angewiesen) zu dem Schluß, die Erde könne nicht mehr als 100 Millionen Jahre alt sein und wahrscheinlich liege ihr Alter bei höchstens 24 Millionen Jahren (Burchfield, 1975). Diese Zeit hätte natürlich für die allmähliche Evolution des gesamten bekannten Tier- und Pflanzenlebens bei weitem nicht ausgereicht. Natürlich hätten Kelvins Behauptungen Darwin dazu veranlassen sollen, seine These von der langsamen, allmählichen Evolution aufzugeben und stattdessen eine Evolution durch große Variationen (*sports*, d. h. Makromutationen) zu vertreten. Doch Darwin war sich seiner Beobachtungen so sicher, daß er als Reaktion auf Jenkins Kritik den Makromutationen in späteren Jahren sogar noch weniger Bedeutung zuschrieb als 1859. Hier haben wir es also mit einer klaren Konfrontation von biologischen und physikalischen Beweisen zu tun. Für einen Physiker war es einfach undenkbar, daß er einen wichtigen Faktor übersehen haben konnte, und so kam er ganz selbstverständlich zu dem Schluß, die biologische Theorie sei falsch. Darwin war zwar sehr bestürzt über die Befunde des Physikers, doch weckten sie in ihm keine Zweifel an der Gültigkeit seiner biologischen Befunde und Indizien und so sagte er abschließend: „Ich bin davon überzeugt, daß sich die Welt als recht viel älter erweisen wird, als Thomson sie macht.“ Der Biologe hatte natürlich recht. Durch Einkalkulieren der Radioaktivität, die damals noch unbekannt war, mußten die Schätzwerte des Physikers für das Erdalter schließlich um zwei Größenordnungen auf etwa 4,5 Mrd. Jahre heraufgesetzt werden – mehr als genug Zeit für die biologische Evolution. Gelegentlich hat man Darwin zu unrecht vorgeworfen, er habe, wie Hutton und Lyell, ein unbegrenztes Alter der Erde angenommen. Das ist nicht richtig. Er postulierte mehrere Milliarden Jahre, was sich als genau richtig erwiesen hat.

Es gibt jedoch ein paar Physiker und Mathematiker, die über die von den Darwinisten vertretene Chronologie immer noch unglücklich sind. Einige der hervorragendsten Physiker der Welt (unter ihnen Niels Bohr und Wolfgang Pauli) gaben mir gegenüber ihrem Zweifel darüber Ausdruck, daß der zufällige Prozeß der ungerichteten Variation und Selektion in weniger als 4 Milliarden Jahren die große Vielgestaltigkeit der Welt des Lebens und die wunderbaren wechselseitigen Anpassungen der Organismen aneinander zustande gebracht haben könne. Als eine Gruppe von Evolutionisten die Argumente einer repräsentativen Gruppe von Physikern und Mathematikern sorgfältig unter die Lupe nahm, zeigte sich, daß die exakten Wissenschaftler eine viel zu einfache Vorstellung von biologischen Prozessen hatten, die bei der Evolution zum Tragen kommen. Als Typologen hatten sie es versäumt, die Einzigartigkeit erzeugenden Fähigkeiten der Rekombination genügend in Betracht zu ziehen. Darüber hinaus stellten sie sich „Tandem-evolutionen“ vor, d. h. eine Evolution, die von einem homozygoten Genotyp zum nächsten fortschreitet; und vergaßen, daß der genetische Wandel in einer Art im Verlauf der Evolution an Tausenden, wenn nicht Millionen von Genorten gleichzeitig vor sich gehen kann. Kurz gesagt: Darwins prophetische Schätzwerte wurden wieder einmal bestätigt und es zeigte sich, daß die Kritik von seiten der exakten Wissenschaftler auf Annahmen beruhte, die auf biologische Systeme nicht anwendbar sind (Moorhead und Kaplan, 1967).

Der vielleicht größte Schritt vorwärts, den die Geologie in den fünfzig Jahren vor Veröffentlichung von Darwins *Origins of Species* getan hatte, erfolgte auf dem Gebiet der Anerkennung, Abgrenzung und Benennung der geologischen Zeitalter, von dem ältesten, Sedgwicks Kambrium und Murchisons Silur, bis hin zu denen des Tertiär, zu de-

ren Chronologie Lyell besonders wichtige Beiträge geleistet hatte[1]. Wie diese Forschungen eindeutig ergaben, ist jede dieser aufeinanderfolgenden Formationen durch eine besondere Auswahl versteinierter Arten gekennzeichnet, und die Geschichte dieser Aufeinanderfolge verlief in allen Teilen der Welt im wesentlichen gleich. Es gab eine recht erbitterte Kontroverse darüber, ob die Abfolge der Faunen eine Progression darstelle oder nicht, aber mit der Zeit wurde deutlich, daß die Fische zuerst im Silur, die Reptilien im Karbon, Säugetiere im Trias und plazentale Säugetiere gegen Ende der Kreidezeit aufgetreten waren. In großen Umrissen hatten sich diese Erkenntnisse um die Mitte des 19. Jahrhunderts abgezeichnet, obgleich hinsichtlich ihrer Genauigkeit noch vieles nach 1859 hinzugefügt wurde.

Katastrophisten wie Agassiz erklärten die Substitution von Floren und Faunen wie auch die scheinbare Progression ohne Bezug auf die Evolution. In den Augen eines Evolutionisten wie Wallace (1855) jedoch deutet all dies auf einen „allmählichen ... Wandel des organischen Lebens“ hin. Darüber hinaus beeindruckten Wallace folgende Fakten: „In jeder Periode ... gibt es eigenartige Gruppen, die anderswo nicht gefunden werden und die sich durch eine oder mehrere Formationen hindurch erstrecken. Arten einer Gattung oder Gattungen einer Familie, die in derselben geologischen Zeit vorkommen, sind einander näher verwandt als diejenigen, die durch Zeit voneinander getrennt sind. ... Alle geographischen und geologischen Fakten deuten darauf hin: keine Gruppe oder Art ist zweimal in Erscheinung getreten“ (Darwin-Wallace, S. 38–39). Nichts ist zufällig an der Geschichte des Lebens auf der Erde.

Aber nur Chambers (weitgehend von falscher Information ausgehend), Darwin und Wallace schienen sehen zu können, daß die Fossilienfunde einen Beweis für die Evolution darstellen. Lovejoy (1959 a) tadelte die Geologen wegen ihrer Blindheit, doch muß man sich darüber klar sein, daß Evolution vor 1859 Evolution à la Lamarck und Chambers bedeutete, d.h. ein *scala naturae*-ähnliches, stetiges, weitgehend lineares Fortschreiten vom „Primitiven“ zum Komplexeren. Daher wurde die Tatsache, daß die älteren bekannten Fische, die Panzerfische, höchst komplexe Organismen waren, oder daß in Juraschichten, d.h. im Zeitalter der Reptilien einige primitive (nicht plazentare) Säugetiere gefunden wurden, als Widerlegung der Evolution verstanden. Daß gelegentlich sowohl Schichten als auch Organismen falsch identifiziert wurden, erhöhte die Verwirrung nur noch. Mit Ausnahme der Tatsache, daß das geologische Fundmaterial eine allgemeine Progression von Floren (keine Angiospermen vor der Kreidezeit) und Faunen anzeigte, war es für den Evolutionisten fast eher ein Hindernis als eine Hilfe. Wenn sich die Haupttier- und -pflanzengruppen langsam entwickelt hatten, so glaubte man, müßte es möglich sein, die Verbindungsglieder zwischen ihnen zu finden. Tatsächlich kannte man jedoch damals kein einziges. Selbst *Archaeopteryx*, das fast perfekte Bindeglied zwischen Reptilien und Vögeln, wurde erst 1861, d.h. zwei Jahre nach Erscheinen von *Origin of Species* entdeckt. Darwins Gegner stellten andere peinliche Fragen: Warum sind die großen geologischen Zeitalter so scharf voneinander getrennt? Bestätigt dies nicht eher die Katastrophentheorie als den Evolutionismus? Warum sind die meisten Hauptstämme bereits in den untersten fossilienhaltigen Schichten voll ausgebildet? Warum sind so viele der ausgestorbenen Typen, wie Ichthyosaurus, Pterodaktylus und die Dinosaurier, abweichende Typen, die nicht in eine rekonstruierte evolutive Abfolge passen?

Kein Wunder, daß Kapitel IX von Darwins *Origin of Species* von Anfang bis Ende eine Verteidigungsschrift ist. Sie beginnt sofort mit der schwerwiegendsten Frage seiner Gegner: Warum sind „die spezifischen Formen ... nicht durch zahlreiche Übergangsfor-

men miteinander verbunden?“ (S.279). Der Grund liegt nach Darwins Ansicht darin, daß die geologischen Urkunden bei weitem zu lückenhaft sind, als daß man erwarten könnte, daß solche Formen erhalten geblieben sind, und er bringt einen Beweis nach dem anderen vor, um diese seine Behauptung zu untermauern. Die geologische Forschung der letzten hundert Jahre hat Darwins Behauptung von der Unvollständigkeit der geologischen Funde durchweg bestätigt. So, wie die Fossilien erhalten geblieben sind, erzählen sie eine Geschichte der Diskontinuität. Zu Darwins Zeiten schienen sie weit mehr denen recht zu geben, die den plötzlichen Ursprung neuer Typen und Arten (Saltationismus) postulierten, als den Vertretern der allmählichen Evolution durch natürliche Auslese. In der Tat sind die Lücken in diesen versteinerten Urkunden trotz der Entdeckung zahlreicher „missing links“ seit Darwin immer noch so zahlreich und groß, daß die Theorie einer Entstehung neuer Typen durch Saltation (Makromutation) von einigen Paläontologen (etwa Schindewolf) und Genetikern bis in die vierziger Jahre des 20. Jahrhunderts hinein aufrechterhalten wurde und von anderen sogar heute noch vertreten wird.

Ogleich es an dem entscheidenden Beweismaterial fehlte, hatte Darwin die richtige Antwort dadurch gefunden, daß er den Ursprung neuer Arten konsequent als Schlüssel zur Lösung des Evolutionsproblems behandelte, eine Lektion, die er auf den Galápagos-Inseln gelernt hatte. Er „reduzierte“ alle makroevolutionären Fragen auf das Artniveau und auf Variationen auf der Artebene. Infolgedessen enthält das Kapitel über die geologischen Urkunden etwas unerwartet eine ganze Reihe scharfsinniger Bemerkungen über Artbildung (S.297–298).

Am eindrucksvollsten an Darwins Behandlung des Fossilienmaterials ist, daß er es konsequent als Biologe, d.h. vom biologischen Standpunkt aus, behandelt. So oft es möglich ist, gibt er, in dieser Beziehung Lyells Vorbild folgend, ökologische Antworten auf verwirrende Phänomene der geologischen Urkunden. Auf die Frage, warum es so häufig vorkomme, daß in den Fossiliendokumenten so plötzlich reichhaltige und diversifizierte Gruppen auftreten, antwortet er, dies sei möglicherweise nicht nur durch die Lückenhaftigkeit des fossilen Materials bedingt, sondern auch durch adaptive Umstellungen: „Es wird eine lange Reihe von Jahrhunderten erfordern, bis sich ein Organismus einer neuen und eigentümlichen Lebensweise anpaßt, z. B. dem Flug durch die Luft; wenn aber diese Anpassung einmal bewirkt ist und dadurch etliche Arten einen Vorteil über andere erlangt haben, so ist nur verhältnismäßig kurze Zeit nötig, um viele auseinanderstrebende Formen hervorzubringen, die sich sehr rasch und weit über die Erde verbreiten“ (S.303). Die Fossilienfunde von Vögeln, Fledermäusen oder anderen Organismen, die drastisch andersartige adaptive Zonen bezogen, haben Darwins These vollauf bestätigt.

Ein besonderes Anliegen Darwins war es, vernünftige Erklärungen für das plötzliche Auftreten von scheinbar gänzlich neuen Organismengruppen in der geologischen Schichtenfolge zu finden, da dies von Agassiz, Sedgwick und dem Schweizer Paläontologen Pictet als Argument gegen die Theorie der allmählichen Evolution ins Feld geführt worden war. Neben der Umstellung auf eine neue adaptive Zone führt Darwin noch mehrere andere Gründe für die Dürftigkeit des geologischen Fundmaterials auf (S.287–302). Aus Raumgründen ist es nicht möglich, sie hier alle aufzuzählen. In den tropischen Wäldern zum Beispiel verhindert der sofortige Zerfall toter Tiere und Pflanzen die Fossilienbildung, es sei denn, es treten besondere Umstände ein, etwa wenn sie unter vulkanischer Asche oder Schlamm begraben werden. In kontinentalen Bereichen

mit wenig Erosion und Sedimentation fehlt es häufig völlig an Sedimentschichten, die Fossilien enthalten (etwa in großen Teilen Afrikas für das Tertiär oder für bestimmte Phasen des Trias oder Perm in vielen Teilen der Welt). Ein weiterer wichtiger Grund für den Verlust potentieller Fossilienablagerungen, der Darwin natürlich nicht bekannt war, ist das Verschwinden kontinentaler Festlandsockel an der Vorderfront vordringender „Platten“, wie dies von der Plattentektonik demonstriert wird.

Den besten Beweis für die Tatsache, daß eine Gruppe existieren kann, ohne eine Spur in den Fossilienurkunden zu hinterlassen, erbringen einige lebende Typen, die im Fossilienmaterial fast oder total abwesend sind; beispielsweise sind kieferlose Fische (Neunauge und Schleimaal) zwischen dem Paläozoikum und der Gegenwart nicht bekannt. Von den Quastenflossern, die zwischen Devon und frühem Mesozoikum eine Blüte erlebten, dachte man, sie seien in der Kreide (vor mehr als 70 Millionen Jahren) ausgestorben, bis im Jahre 1937 eine lebende Art (*Latimeria*) im Indischen Ozean entdeckt wurde.

Keine unter all den plötzlichen Faunenentstehungen beunruhigte Darwin mehr als das plötzliche Auftreten der Mehrheit der großen Tierstämme in den untersten fossilhaltigen Gesteinen. Wo können sie hergekommen sein? In den achtzig Jahren nach 1859 ist diese Schwierigkeit sogar noch gewaltiger geworden. Wo auch immer neue Schichten erforscht wurden, die frühesten Typen traten unweigerlich im Kambrium auf, in den präkambrischen Schichten war nichts von ihnen zu finden. Das Kambrium aber liegt nur etwa 550–600 Millionen Jahre zurück, wohingegen man für die Erde insgesamt heute ein Alter von 4,5 Milliarden annimmt. Gewiß ist ein großer Teil der geologischen Schichtenfolge älter, ja viel älter als das Kambrium. Die Tatsache, daß man in den ältesten fossilführenden Formationen reiche Trilobiten-, Brachiopodenfaunen und andere Fossilien vorfindet, in noch älteren Schichten jedoch keinerlei Spur ihrer gemeinsamen Vorfahren, zwang Darwin zu dem Eingeständnis: „Auf die Frage . . . vermag ich keine befriedigende Antwort zu geben“ (S. 308). Hier, wie immer, war er ehrlich und gab zu, daß eine Schwierigkeit bestand; und eine Schwierigkeit ist es auch heute noch. Dank der Forschungstätigkeit von Barghoorn, Schopf, Cloud und anderen Forschern reichen die Fossilienurkunden heutzutage viel weiter in die Vergangenheit zurück, und zwar bis in eine Zeit von vor 3,5 Milliarden Jahren, aber praktisch alle diese älteren Fossilien sind Mikroorganismen und, in den Formationen mit mehr als 1 Mrd. Jahren, Prokaryonten (Schopf, 1978). Es bleibt uns kaum eine andere Wahl als zuzugeben, daß die großartige Radiation der Wirbellosen in der Tat ein vergleichsweise plötzliches Ereignis im späten Präkambrium, also vor etwa 600 bis 700 Millionen Jahren, war. Vermutlich trug eine ganze Reihe von Faktoren zu dieser Explosion bei: es mag eine Veränderung in der Chemie der Ozeane eingetreten sein, Diploidie und Rekombination können häufiger geworden und in den Ökosystemen können Veränderungen eingetreten sein (etwa die Entstehung von Räubertypen). Vermutlich werden wir die volle Wahrheit niemals wissen.

Schlußfolgerungen aufgrund des Fossilienmaterials

Nachdem sich Darwin in Kapitel IX seines *Origin of Species* bemüht hatte, alle peinlichen Fragen zu beantworten, die seine Gegner stellen könnten, war er nun in Kapitel X so weit, daß er die Frage, die er hinsichtlich aller anderen Aspekte der Vielgestaltigkeit und Anpassung stellte, auch auf das geologische Material anwenden konnte: „Untersu-

chen wir nun, ob die verschiedenen Tatsachen und Gesetze in bezug auf die geologische Aufeinanderfolge organischer Wesen besser mit der Ansicht von der Unveränderlichkeit der Arten oder mit der Theorie einer allmählichen stufenweisen Abänderung durch natürliche Zuchtwahl in Einklang stehen“ (S.312).

Tatsächlich verteidigt Darwin seine eigene Theorie nicht nur gegen die These von der Unveränderlichkeit der Arten, sondern auch gegen orthogenetische Theorien (etwa die Lamarcks) und gegen den Katastrophismus (bzw. saltationistische Theorien). Das Kapitel enthält eine besonders meisterhafte Anwendung der hypothetisch-deduktiven Methode. Darwin stellt nicht nur das geologische Beweismaterial vor, er entwickelt auch einige recht allgemeine evolutionäre Grundsätze. Er betont, daß „die Variabilität jeder Art von der aller anderen Arten völlig unabhängig ist“ (S.314). Aus diesem Grunde, wie auch aufgrund einiger anderer Faktoren, besitzt jede Art ihre eigene Evolutionsrate, und diese Raten können entweder sehr langsam oder sehr schnell sein. Das gleiche gilt auch für höhere Taxa. „Gattungen und Familien erscheinen und verschwinden nach denselben allgemeinen Regeln wie einzelne Arten“ (S.316). In einem vom Denken der exakten Wissenschaftler beherrschten Zeitalter war diese Betonung der Individualität von Taxa und der Einzigartigkeit des evolutiven Verhaltens jedes Taxon etwas äußerst Unorthodoxes. Die Vertreter der exakten Wissenschaften glaubten an allgemeine Gesetze, die man mit mathematischer Präzision formulieren konnte, und sie erwarteten, daß die Evolutionsraten in allen sich entwickelnden Organismen die gleichen seien. Dies wird von Darwin mit dem allergrößten Nachdruck verneint. „[Meine Theorie] nimmt kein festes Entwicklungsgesetz an, das alle Bewohner eines Gebietes veranlaßte, sich plötzlich, gleichzeitig oder gleichmäßig zu verändern“ (S.314).

Aussterben. Wenige Aspekte des geologischen Beweismaterials standen so gut im Einklang mit Darwins Theorie wie das Aussterben. Lamarck hielt, wie wir uns erinnern, das Aussterben für eine Unmöglichkeit. Von Cuvier an ließ sich jedoch das unaufhörliche Aussterben von Arten und ganzen höheren Taxa nicht länger leugnen; ja nicht einmal jene Geologen, die das Aussterben durch Katastrophen nicht anerkannten, verneinten das Vorkommen von Aussterben. Nun bereitet aber das Aussterben, wenn man die Evolution ablehnt, eine peinliche Schwierigkeit. Warum sollte der Schöpfer so viele hingefällige Arten erzeugt haben? Warum muß er sie ersetzen? Und auf welche Weise läßt er die zahlreichen neuen Arten entstehen, die die leeren Stellen im Haushalt der Natur ausfüllen sollen?

Für Darwin war das Aussterben die notwendige Begleiterscheinung der Evolution. Wenn sich die Welt fortwährend ändert, so würde es immer einige Arten geben, für die die Gegebenheiten nicht mehr geeignet waren, mit dem Ergebnis, daß „Arten und Artengruppen eine nach der anderen verschwinden, erst an einem Orte, dann an dem andern und schließlich auf der ganzen Erde“ (S.317). Allerdings sind biologische Faktoren sogar noch wichtiger als physikalische Faktoren, bemerkt Darwin. „Die verbesserten und abgeänderten Nachkommen einer Art werden daher gewöhnlich das Aussterben der Stammform herbeiführen“ (S.321). Darüber hinaus kann eine Art auch „durch eine neue Art aus irgendeiner anderen Gruppe“ ausgemerzt werden. Wenn eine ganze große Gruppe (wie Trilobiten oder Ammoniten) von der Erdoberfläche verschwindet, ist das Aussterben ein langsamer und allmählicher Vorgang, der durch das Aussterben der letzten überlebenden Art abgeschlossen wird. „Über das Aussterben brauchen wir uns nicht zu wundern“, sagt Darwin, denn „die Art und Weise, wie Arten oder Gruppen erlöschen, scheint mir recht gut mit der natürlichen Zuchtwahl übereinzustimmen“ (S.322).

Erst auf den letzten zwölf Seiten von Kapitel X trägt Darwin das entscheidende Beweismaterial zugunsten der Evolution vor, wie es sich aus dem Studium des Fossilienmaterials ergibt. Seine Ergebnisse lassen sich in Form einer Reihe allgemeiner Prinzipien zusammenfassen:

1. Alle fossilen Formen, selbst ausgestorbene Typen wie die Ammoniten (die Cephalopoden sind) oder die Trilobiten (die Arthropoden sind), passen „in ein einziges großes natürliches System“.
2. In der Regel weicht eine Form um so stärker von rezenten Formen ab, je älter sie ist.
3. Fossilien aus zwei aufeinanderfolgenden Formationen sind weitaus enger miteinander verwandt als Fossilien aus zwei weit auseinanderliegenden Formationen.
4. Auf jedem Kontinent besteht eine enge Verwandtschaft zwischen den ausgestorbenen und den rezenten Formen eben dieses Kontinents, wie etwa in Australien, wo die ausgestorbenen Säugetiere aus dem Tertiär wie auch die rezenten Säugetiere in der Mehrheit Beuteltiere sind; und in Südamerika, wo die ausgestorbene Fauna aus dem Quartär, ebenso wie die moderne Fauna, vorwiegend aus Gürteltieren und Faultieren besteht. Diesem Phänomen gab Darwin den Namen „Gesetz der Aufeinanderfolge der Typen“.

Darwin faßt seine Ansicht über das von ihm in Kapitel IX und X vorgetragene Beweismaterial in der folgenden Aussage zusammen: „Auf diese Weise sind nach der Theorie der Abstammung mit Modifikationen die hauptsächlichsten Tatsachen der wechselseitigen Verwandtschaft erloschener Lebensformen untereinander und mit noch lebenden Formen befriedigend erklärt. Von jedem anderen Standpunkt aus sind sie unverständlich“ (S. 333).

Da die Paläontologie die einzige biologische Wissenschaft ist, die makroevolutionäre Phänomene unmittelbar erforschen kann, war die Theorie der Evolution eine ungeheure Wohltat für die Paläontologie. Kurz nach 1859 akzeptierten die Paläontologen allgemein, daß Evolution tatsächlich stattgefunden hatte und daß Gruppen verwandter Taxa von einem gemeinsamen Vorfahren abstammen. Darwins zwei weitere Theorien – die Theorie der allmählichen Evolution und die Selektionstheorie – dagegen wurden von den Paläontologen weitgehend, ja fast generell abgelehnt, wie in späteren Kapiteln erörtert werden wird.

Beweismaterial zugunsten der gemeinsamen Abstammung

Nachdem Darwin das Konzept von der Unveränderlichkeit der Arten aufgegeben hatte, gab es für ihn auf dem Weg zur Theorie der gemeinsamen Abstammung keinerlei Hindernis mehr. Wenn aus einer ancestralen Katzenart mehrere Arten entstehen konnten, dann war es denkbar, ja in der Tat logisch, daß alle Katzen von einem gemeinsamen Vorfahren abstammten. Und da Katzen, Wiesel, Hunde und Bären sehr vieles gemeinsam hatten, war es ebenfalls eine legitime Hypothese, daß sie alle von einem gemeinsamen Vorfahren abstammten, aus dem sich alle fleischfressenden Säugetiere entwickelt hatten. Somit verband die gemeinsame Abstammung, folgerichtig angewandt, die gesamte organische Welt miteinander. Die enorme Vielgestaltigkeit der Pflanzen und Tiere, die bis dahin so chaotisch und für den menschlichen Geist absolut unverständlich gewesen war, begann plötzlich einen Sinn zu bekommen. Dieser Gedanke war so erregend und zu-

gleich so befriedigend, daß Darwin ihn im letzten Satz seines *Origin of Species* wie einen Schlußstein setzte: „Es ist wahrlich etwas Erhabenes um die Auffassung, daß der Schöpfer den Keim alles Lebens, das uns umgibt, nur wenigen oder gar nur einer einzigen Form eingehaucht hat und daß, ... aus einem so schlichten Anfang eine unendliche Zahl der schönsten und wunderbarsten Formen entstand und noch weiter entsteht“.

Lamarck, Chambers und andere frühere Evolutionisten hatten es versäumt, ihre Aufmerksamkeit auf die Art zu konzentrieren und so war es ihnen nicht möglich gewesen, die Theorie der gemeinsamen Abstammung zu entdecken – das Prinzip mit dem größten heuristischen Wert (mit Ausnahme vielleicht der natürlichen Auslese), das Darwin entwickelt hat. Ein sehr großer Teil der Erscheinungen der organischen Natur, die vor 1859 willkürlich und launenhaft erschienen waren, erhielt ein logisches Muster, wenn man sie als Resultat gemeinsamer Abstammung erklärte. Die Beweisführung der Kapitel VI und X bis XIII in *Origin of Species* fußt zum großen Teil auf der Demonstration, daß gewisse Phänomene sich leichter mit der gemeinsamen Abstammung als mit speziellen Schöpfungsakten erklären lassen [2].

Darwin war ein großer Bewunderer der Philosophen John F. W. Herschel und William Whewell, deren Philosophie und wissenschaftliche Methodik sich wiederum auf Newton gründete. Wo immer es möglich war, wandte Darwin ihre Prinzipien in seinen eigenen Schriften an. Dazu gehörte auch die Mahnung, überall in den Naturerscheinungen nach Gesetzen zu suchen, insbesondere nach Mechanismen oder Ursachen, mit denen sich Phänomene auf sehr verschiedenen Gebieten erklären lassen (Ruse, 1975b; Hodge, 1977). In dieser Hinsicht muß die Theorie der gemeinsamen Abstammung Darwin mehr als alles andere, was er jemals vorschlug, begeistert haben, da sich mit ihr eine Vielzahl von Erscheinungen erklären ließen: etwa die Linnaeische Hierarchie, Verbreitungsmuster, die Fakten der vergleichenden Anatomie, ja praktisch alle Tatsachen, die heutzutage gewöhnlich als die Beweise der Evolution angeführt werden. Selbst die Zelltheorie erlangte eine neue Bedeutung, erklärte sie doch, warum Tiere und Pflanzen, die in anderen Beziehungen so verschieden sind, aus denselben Grundkomponenten zusammengesetzt sind – den Zellen, als Erbe ihrer gemeinsamen Vorfahren.

Gemeinsame Abstammung und das natürliche System

Die Vertreter des Konzepts der *scala naturae* glauben, wie wir gesehen haben, an ein ständiges Voranschreiten von den einfachsten zu den vollkommensten Organismen. Lamarcks Evolutionstheorie beruhte weitgehend auf dieser Vorstellung. Doch je mehr die Kenntnis von Pflanzen und Tieren fortschritt, um so weniger paßten Ähnlichkeiten und Unterschiede zwischen den Organismen in dieses Muster. Stattdessen zerfielen die Organismen gewöhnlich in gut abgegrenzte und häufig recht isolierte Gruppen (wie Säugtiere, Vögel und Reptilien), die sich nicht in einer linearen Reihenfolge von einfach zu vollkommen anordnen ließen. Andererseits hatten nahezu alle Taxa von Organismen mit einigen Taxa eindeutig eine größere Ähnlichkeit als mit anderen. Auf der Grundlage eben dieses Prinzips von Ähnlichkeitsgraden hatten Naturforscher seit Aristoteles die Lebewesen in Gruppen angeordnet, was ab dem 17. und 18. Jahrhundert zur Linnaeischen Hierarchie geführt hatte (siehe Teil II). Darwin formulierte das folgendermaßen: „Seit den frühesten Zeiten der Erdgeschichte gleichen organische Wesen einander in abnehmendem Grade, so daß sie in Gruppen und Untergruppen geteilt werden können.

Diese Einteilung ist keineswegs willkürlich, wie etwa die Gruppierung der Sterne zu Sternbildern“ (*Origin*, S.411). Was aber war die Ursache für das offenkundige Muster, welcher Natur die offenkundigen Begrenzungen? Wenn man, wie Louis Agassiz, sagte, dieses Muster spiegele den Bauplan des Schöpfers wider, so erklärte man damit gar nichts.

Sobald man jedoch von der Annahme ausging, die Angehörigen eines Taxon seien die Abkömmlinge eines gemeinsamen Vorfahren, wurde alles klar. Darwin erläutert dies in *Origin of Species* in seinem berühmten Diagramm gegenüber von S.116. „So haben wir hier viele von einem einzigen Vorfahren abstammende Arten zu Gattungen gruppiert, diese zu Unterfamilien, Familien, Ordnungen – alle zu einer großen Klasse gehörend. Auf diese Weise ist meines Erachtens die große naturgeschichtliche Tatsache zu erklären, daß Gruppen wieder anderen Gruppen untergeordnet sind“ (S.413). Und das war in der Tat die richtige Erklärung [3].

Zwei Dinge müssen an dieser Stelle hervorgehoben werden. Erstens: Durch die Theorie der gemeinsamen Abstammung hatte Darwin die Lösung für das große Problem des „natürlichen Systems“ gefunden, das die Systematiker mehr als hundert Jahre lang beunruhigt hatte. Wenn Arten von gemeinsamen Vorfahren abstammen, ist die einschließende Hierarchie von Gruppen, die wiederum in andere Gruppen unterteilt sind, eine Notwendigkeit. Umgekehrt stellt, wie Darwin weiter betont, die Tatsache der Hierarchie von Organismen einen außerordentlich überzeugenden Beweis zugunsten seiner Theorie dar. Es gibt einfach keine andere mögliche Erklärung für die Hierarchie, es sei denn, man will einen höchst launenhaften Schöpfer annehmen. Am Ende wiederholt Darwin erneut, daß „die Gemeinsamkeit der Abstammung das unsichtbare Band bildet, das die Naturforscher [unter der Bezeichnung des ‚Natürlichen Systems‘] unbewußt suchten“ (S.433). Tatsächlich akzeptieren seit Darwin alle Systematiker – oder behaupten dies zumindest –, daß jedes Klassifikationssystem mit der Evolutionstheorie vereinbar sein muß, das heißt, daß jedes anerkannte Taxon aus Nachkommen eines gemeinsamen Vorfahren bestehen muß.

Gelegentlich hört man die Frage, ob Darwin Evolutionist geworden sei, weil er die Linnaeische Hierarchie erklären wollte, oder allgemeiner ausgedrückt, welches der kausale Zusammenhang zwischen Evolution und Klassifikation sei. Ein Blick auf die Arbeiten Lamarcks oder Cuviers gibt uns eine Antwort auf diese Fragen. Die ausgezeichneten Klassifikationen etwa von Pallas, Latreille, Ehrenberg oder Leuckart führten nicht zur Aufstellung von Evolutionstheorien, ebenso wenig die von Cuvier oder Agassiz. Sie alle nahmen die Linnaeische Hierarchie als selbstverständlich an, erklärten sie jedoch statisch, denn die beste „natürliche“ Klassifikation läßt sich sehr gut im Sinne des Essentialismus erklären. Ebenso wenig hat das Akzeptieren einer Evolution zwangsläufig eine ursächliche Erklärung der Linnaeischen Hierarchie zur Folge. Die Mehrheit der frühen Evolutionisten wie Lamarck dachte im Rahmen der *scala naturae* und bemühte sich, die höheren Taxa so weit wie möglich in einer aufsteigenden Linie zunehmender Perfektion anzuordnen [4]. Eine vorläufige Antwort auf die oben gestellte Frage würde lauten, daß eine Kenntnis der Linnaeischen Hierarchie allein nicht automatisch zur Konzeption der Theorie der Evolution durch gemeinsame Abstammung führen würde, aber auch umgekehrt, daß ein bloßes evolutionäres Denken (wie das Lamarcks oder Meckels) ohne ein volles Verständnis der Linnaeischen Hierarchie ebenfalls versagen würde. Darwin war im Besitz der beiden unentbehrlichen Zutaten.

Der Mensch und die gemeinsame Abstammung

Wenn man alle Tiere zu einer einzigen Hierarchie (einem phylogenetischen Baum) gemeinsamer Abstammung zusammenfaßte, so erhob sich sofort die Frage nach der Stellung des Menschen. Linnaeus (1758) hatte, ohne viel Aufhebens darum zu machen, den Menschen in seine Säugetierordnung Primaten eingereiht und es in mehreren seiner Schriften sehr deutlich gemacht, wie nahe der Mensch seiner Ansicht nach den Menschenaffen stand. Aus Raummangel ist es hier nicht möglich, das Beweismaterial anzuführen, das sich, insbesondere in der vergleichenden Anatomie, seit jener Zeit angesammelt hatte und die wesentliche Ähnlichkeit zwischen Mensch und Menschenaffen aufzeigte. Es ist bekannt, wie stolz Goethe war, als er den Zwischenkiefer beim Menschen entdeckte, dessen Fehlen als ein diagnostisches Merkmal von *Homo* gegolten hatte. Doch Darwin sagte in *Origin of Species* lediglich: „Licht wird auch auf den Ursprung des Menschen und seine Geschichte geworfen werden“ (S.488). Erst im Jahre 1871 war er so weit, ohne Vorbehalte festzustellen, der Mensch stamme von affenähnlichen Vorfahren ab. Dies hatten T.H. Huxley und Ernst Haeckel bereits in den sechziger Jahren des 19. Jahrhunderts erklärt, und es wurde von den kenntnisreicheren Biologen und Anthropologen bald anerkannt.

Die Behauptung – oder vielleicht sollte man richtiger sagen, die wissenschaftliche Demonstration – daß der Mensch kein getrenntes Schöpfungsprodukt, sondern Teil des Hauptstromes des Lebens war, rief einen gewaltigen Schock hervor. Sie widersprach den allgemein als gültig anerkannten Lehren der christlichen Kirche und sogar den Dogmen der meisten philosophischen Schulen. Sie setzte der Herrschaft des anthropozentrischen Weltbildes ein Ende und machte eine Neuorientierung der Stellung des Menschen in der Natur notwendig. Zumindest im Prinzip schuf sie eine neue ethische Grundlage, insbesondere eine Grundlage für die Ethik des Naturschutzes (White, 1967). Die Stoßwellen der „Entthronung“ des Menschen sind bis heute noch nicht abgeflaut. Diese Enthebung des Menschen seiner privilegierten Stellung, wie sie durch die Theorie der gemeinsamen Abstammung erforderlich wurde, war die erste Darwinsche Revolution. Wie fast alle Revolutionen ging sie zuerst zu weit, man denke an die Behauptung eines extremen Verfechters, der Mensch sei „nichts weiter als ein Tier“. Das ist natürlich nicht wahr. Gewiß ist der Mensch, zoologisch gesehen, ein Tier. Doch ist er ein einzigartiges Tier, das von allen anderen Tieren in so vielen grundlegenden Beziehungen verschieden ist, daß eine getrennte Wissenschaft zu seiner Erforschung völlig gerechtfertigt ist. Wenn man dies gelten läßt, so darf man andererseits nicht vergessen, wie viele Male und auf welche häufig unerwartete Weisen der Mensch seine Abstammung durchblicken läßt. Gleichzeitig jedoch rechtfertigt die Einzigartigkeit des Menschen bis zu einem gewissen Punkt ein auf den Menschen ausgerichtetes Wertsystem und eine Ethik, in deren Zentrum der Mensch steht. In diesem Sinne ist ein stark modifizierter Anthropozentrismus auch heute noch berechtigt.

Gemeinsame Abstammung und Muster geographischer Verbreitung

Die ersten Sätze von Darwins *Origin of Species* lauten: „Als ich mich als Naturforscher an Bord der ‚Beagle‘ befand, war ich aufs höchste überrascht durch gewisse Merkwürdigkeiten in der Verbreitung der Tiere und Pflanzen Südamerikas ... diese Tatsachen

[schienen mir] Licht zu werfen auf die Entstehung der Arten, das Geheimnis aller Geheimnisse“. In Kapitel XI und XII und ebenso in seiner Autobiographie, bezieht sich Darwin erneut auf diese Fakten der Verbreitung. Insbesondere zwei Erscheinungen hatten einen tiefen Eindruck bei ihm hinterlassen: erstens die Tatsache, daß die Arten, aus denen sich die Fauna der gemäßigten Teile Südamerikas zusammensetzte, mit den tropischen Arten desselben Kontinents eng verwandt waren, statt der Fauna der gemäßigten Zonen anderer Kontinente zu ähneln; und zweitens, daß die Faunen der Inseln (Falkland, Chiloe, Galápagos) eng mit denen der benachbarten Teile des südamerikanischen Kontinents verwandt zu sein schienen statt anderen Inselfaunen zu ähneln. Es sah also so aus, als sei die Geschichte der Herkunft („introduction“) dieser Faunen wichtiger als die Ökologie ihrer Lebensräume. Ohne Zweifel war die Verbreitung nicht vom Zufall bestimmt, aber welches waren die Faktoren, die sie bestimmten?

Dies war keineswegs eine neue Frage, und um zu verstehen, warum Darwin gerade diese Fragen in *Origin of Species* stellte, ist ein kurzer Überblick über die Geschichte der Biogeographie erforderlich. Vom modernen Verständnis dieser Probleme ausgehend, können wir die Probleme der Verbreitung, mit denen sich die Naturforscher im 18. und 19. Jahrhundert besonders befaßten, präziser formulieren: Ist die scheinbare Verwandtschaft der Arten einer Lokalfauna (Affen in den Tropen, Bären in der gemäßigten Zone) durch die Umwelt oder durch eine gemeinsame Geschichte bedingt? Sind disjunkte Verbreitungen durch mehrere Schöpfungsakte verursacht, oder sind sie das Resultat der sekundären Trennung eines zuvor kontinuierlichen Areals oder, alternativ dazu, einer Kolonisierung über große Entfernungen?

Bereits im Altertum wußte man, daß es in der Verbreitung von Tieren und Pflanzen regionale Unterschiede gab. Das Auftreten bestimmter Arten schrieb man klimatischen Faktoren zu; für Disjunktionen, wie etwa zwischen dem indischen und dem afrikanischen Elefanten, dagegen machte man (Hippokrates, Aristoteles, Theophrastos und andere) frühere Landverbindungen verantwortlich. Als sich die Vorstellung durchsetzte, die Erde sei eine Kugel und keine flache Scheibe, entstanden neue Probleme, etwa die Frage nach der möglichen Existenz von Menschen (Antipoden) auf der anderen Seite des Globus. Nachdem die Kirche die totale Vorherrschaft über den abendländischen Geist an sich gerissen hatte, war ein ungehindertes Spekulieren über solche Fragen nicht mehr möglich, und zoogeographische Fragen wurden seitdem im Sinne der Bibel gestellt. Das Problem der unterschiedlichen Faunen und Floren wurde dadurch nur noch schlimmer. Da nach der Bibel alles Leben von den Bewohnern des Gartens Eden, oder genauer gesagt, von den Überlebenden von Noahs Sintflut abstammte, mußten sich ihre Nachkommen von der Stelle, an der die Arche an Land gestoßen war, vermutlich also vom Berge Ararat aus, ausgebreitet haben. Diese Interpretation schloß eine rein statische Vorstellung geographischer Verbreitungsmuster aus, beruhte sie doch auf dem Vorkommen von Ausbreitung und Wanderung.

Solange man lediglich die Faunen Europas und der angrenzenden Teile Afrikas und Asiens kannte, schien die Ausbreitung vom Berge Ararat aus glaubwürdig. Als aber der neue Kontinent Amerika entdeckt wurde und man darüber hinaus gegen Ende des 16. Jahrhunderts erkannte, daß er über eine reiche Fauna verfügte, die von allem, was man in der Alten Welt kannte, kraß verschieden war, rief dies große Bestürzung hervor. Es folgte die Entdeckung der Faunen Zentral- und Südafrikas sowie Ostindiens und endlich der sogar noch einzigartigeren australischen Fauna, und der gläubige Biogeograph sah sich sogar noch unlösbareren Fragen gegenüber. Die Ausbreitung eines un-

veränderlichen Tierlebens von einem einzigen Schöpfungszentrum aus über die ganze Welt wurde immer mehr zu einer logischen Unmöglichkeit [5].

Der Botaniker J. G. Gmelin (1747) machte allem Anschein nach als erster den Vorschlag, überall auf der Welt hätten Schöpfungen von Arten stattgefunden. Die biblische Geschichte des Gartens Eden und der Arche Noah machte stillschweigend verschiedenen Theorien Platz, die *mehrere Schöpfungszentren* annahmen. Einige Autoren postulierten immer noch den Ursprung aus einem einzigen Paar; für andere entstand jede Art aus der jeweils für sie charakteristischen Zahl von Individuen und in ihrem gesamten gegenwärtigen Areal.

Keiner hatte im 18. Jahrhundert einen derart starken Einfluß auf die Entwicklung der Biogeographie wie Buffon, der deshalb auch als der Vater der Zoogeographie bezeichnet worden ist. In seiner hitzigen Gegnerschaft zu Linnaeus weigerte er sich, die Tiere auf der Grundlage gemeinsamer Merkmale zu klassifizieren, und wählte stattdessen das „praktische“ System, sie nach ihren Ursprungsländern anzuordnen. Mit anderen Worten: er gruppierte sie in *Faunen*. Die Faunenlisten, die er auf diese Weise erhielt, erlaubten es ihm, vielerlei Schlußfolgerungen zu ziehen, etwa die, daß die Fauna Nordamerikas von der Europas abstammte.

Buffon (1779) postulierte sowohl historische als auch ökologische Faktoren (Roger, 1962). Als die Erde sich abzukühlen begann, entstand das Leben zuerst weit oben im Norden, da die mehr tropischen Regionen für tierisches Leben immer noch zu heiß waren. In dem Maße, wie die Erde allmählich kühler wurde, wanderte die nördliche Fauna mit abnehmender Temperatur zu den Tropen hin und eine neue nördliche Fauna entstand, vermutlich in Sibirien. Die Fauna, die in der Lage gewesen war, Südamerika zu besiedeln, wurde von den Bergen in der Landenge von Panama vor der Invasion der neuen nördlichen Fauna geschützt, das ist der Grund, warum „von allen Tieren der südlichen Teile unseres Kontinents kein einziges in den südlichen Teilen [Amerikas] vorgefunden wird“ (S. 176). In der alten Welt „ist keine einzige große und vorherrschende Art der tropischen Landstriche [*terres du Midi*] bekannt, die nicht zuvor im Norden existiert hätte“ (S. 177). Da nach Buffons Überzeugung Faunen das Produkt des Landes sind, verwirrte ihn die Fülle der Unterschiede in den tropischen Faunen der beiden Kontinente, denn „die Arten, die von den schöpferischen [*propre*] Kräften der südlichen Regionen unseres Kontinents erzeugt werden, sollten den Tieren der südlichen Regionen des anderen Kontinents ähneln [*auroient dû ressembler*]“, doch ist, wie bereits gesagt, keine einzige Art der zwei tropischen Regionen gleich.

Buffons These war, daß eine Fauna bei ihrer „Geburt“ das Produkt des Gebietes sei, in dem sie entstand, daß sie sich aber bei Veränderung der klimatischen Gegebenheiten ausbreiten kann und wird. Bei ihrer Entstehung werden die Arten nach feststehenden Gesetzen erschaffen, wobei jede Art an ihre klimatische Zone angepaßt ist, und dies ist der Grund, weshalb wir tropische Faunen, Wüstenfloren, arktische Faunen und so weiter vorfinden. So wie die Natur das Klima für die Art geschaffen hat, sagt Buffon, so hat sie auch die Art für das Klima geschaffen. „Die Erde erzeugt die Pflanzen, Erde und Pflanzen erzeugen die Tiere“ (Buffon, 1756, S. vi).

Die fossilen und subfossilen Probosciden und andere mit der Verbreitung zusammenhängende Daten bestimmten die historische Komponente von Buffons Theorien. Weniger klar ist, wo seine Überzeugung herkam, daß Faunen und Floren „das Produkt des Landes“ seien, doch habe ich den Verdacht, daß seine Newtonsche Philosophie dafür verantwortlich war: Ursprünge mußten durch bestimmte Kräfte bedingt sein.

Der Konflikt der erklärenden Theorien, wie er in Buffons Schriften zum Ausdruck kommt, hielt bis 1859 an. Alle Reisenden beschrieben zwar die krassen Unterschiede zwischen Faunen und Floren; das war aber für die, deren Ansicht nach die Verbreitung genau wie alles andere in Gottes erschaffener Welt Zeugnis für seinen Schöpfungsplan ablegen sollte, unterbewußt inakzeptabel. So „sollten“ die tropischen Faunen verschiedener Kontinente oder Inseln „einander ähneln“, wie Buffon feststellte, aber sie taten es nicht. In der Zeit vor der Evolutionstheorie gab es keine Erklärung dafür, warum man nicht das vorfand, was man erwartete.

Buffon stand mit seiner Betonung historischer Faktoren nicht allein da. Für Linnaeus stammten (1744) alle Pflanzen von einer gebirgigen tropischen Insel, von der aus sie sich über die ganze Welt ausgebreitet hatten (Hofsten, 1916). Bemerkenswert fortschrittliche Ansichten veröffentlichte der Zoologe E. A. W. Zimmermann (1778–1783). Die Verbreitung der Säugetiere, so demonstrierte er, ist durch das Klima nicht ausreichend erklärt, sondern deutlich von der Erdgeschichte beeinflusst. In der Tat liefert die tierische Biogeographie Beweise für Veränderungen an der Erdoberfläche. Wenn zwei Länder, die heute durch einen Ozean getrennt sind, verschiedene Säugetierfaunen aufweisen, obgleich sie dasselbe Klima haben, so müssen sie immer getrennt gewesen sein. Sind solche Länder jedoch von ähnlichen oder denselben Arten bewohnt, dann ist es gerechtfertigt anzunehmen, so Zimmermann, daß in früherer Zeit eine Landverbindung bestanden habe. Er stellte eine Liste von Inseln zusammen, wie Großbritannien, Sizilien, Ceylon und die Großen Sundainseln, die früher mit dem Festland in Verbindung gestanden haben; außerdem postulierte er, daß Nordamerika und Nordasien in der Vergangenheit verbunden gewesen seien. Mit einer gewissen Berechtigung wird Zimmermann von einigen Autoren als der Gründer der historischen Biogeographie angesehen. C. F. Willdenow (1798) war der erste Botaniker, der disjunkte Areale als das Resultat einer sekundären Unterbrechung zuvor kontinuierlicher Verbreitungsgebiete erklärte.

Alexander von Humboldt hatte in seinen jüngeren Jahren „eine Pflanzengeschichte und -geographie oder eine historische Darstellung der allmählichen Ausbreitung der Pflanzen über den gesamten Erdball“ schreiben wollen. Als er jedoch schließlich seine *Ideen zu einer Geographie der Pflanzen* (1807) publizierte, befaßte sich diese Schrift fast ausschließlich mit Floristik und Pflanzenökologie. Sein Interesse galt offensichtlich der gegenwärtigen Verbreitung der Pflanzen und der Abhängigkeit dieses Verbreitungsmusters von den physikalischen Umweltfaktoren. Zu dem Zeitpunkt war er davon überzeugt, Fragen nach dem Ursprung seien unlösbare Rätsel.

Die raschen Fortschritte, die gegen Ende des 18. und Anfang des 19. Jahrhunderts auf dem Gebiet der Biogeographie zu verzeichnen waren, brachten neue Schwierigkeiten mit sich. Immer mehr Fälle wurden entdeckt, in denen verwandte Arten, wie der Biber in Eurasien und Nordamerika benachbarte, aber getrennte Verbreitungsgebiete aufwiesen, oder wo sogar dieselbe Art an weit voneinander entfernten Orten auftrat, z. B. die alpinen Pflanzen, die ebenfalls in den Pyrenäen, den skandinavischen Bergen oder sogar im arktischen Tiefland vorkommen. Die Erklärung solch disjunkter Areale wurde in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts zu einer der Hauptfragen der Biogeographie (Hofsten, 1916).

Als die beiden Forsters auf Cooks zweiter Reise europäische Pflanzen in Feuerland entdeckten, kamen sie sofort zu dem Schluß, ähnliche Klimata hätten zur Erzeugung ähnlicher Arten geführt (1778). (Gerade diese Verbreitung war dagegen eine von Darwins beliebtesten Illustrationen für die außerordentlichen Ausbreitungskraft der Pflanzen.)

Das Schwergewicht, das Buffon, Zimmermann, Willdenow und andere Autoren des 18. Jahrhunderts in ihren Schriften auf historische Faktoren legen, ist in den Schriften der Biogeographen des frühen 19. Jahrhunderts nicht mehr vorzufinden. Je besser man Faunen und Floren zu kennen begann, und insbesondere, nachdem die Seltsamkeit der australischen Biota entdeckt worden war, legte man den Nachdruck mehr auf die Einzigartigkeit der Biota verschiedener Orte (Engler, 1899; 1914). Jede Flora und jede Fauna war an einem bestimmten Zentrum oder Mittelpunkt der Schöpfung entstanden. Alphonse de Candolle (1855; 1862) erkannte zwanzig botanische Regionen an (die besonderen Floren auf Inseln nicht mitgerechnet), von denen jede vermutlich ein getrenntes Schöpfungszentrum war.

Diejenigen, die wie Louis Agassiz (1857, S. 39) an eine völlig statische Welt glaubten, konnten sich keine Grenzen der schöpferischen Kraft Gottes vorstellen und schlugen daher vor, in jedem disjunkten Abschnitt des Artareals sei eine unabhängige Schöpfung der Art erfolgt; sie führten damit die Theorie vielfacher Schöpfungszentren zu ihrem logischen Extrem. Als Agassiz Mitte des 19. Jahrhunderts über Biogeographie schrieb, erschien seine kompromißlose fundamentalistische Auslegung wie ein Rückschritt in eine längst vergangene Epoche.

Die Betonung von regionalen Unterschieden und Schöpfungszentren herrscht auch in den Schriften von Lyell vor, dem Darwin viele seiner Vorstellungen über Biogeographie verdankt (Hodge, 1981). So überrascht es nicht, daß Darwin auf der *Beagle* immer noch an eine auf dem Schöpfungsdogma fußende Interpretation der Verbreitung glaubte. Als er die verarmte Tierwelt auf gewissen Terrassen untersuchte, stellte er fest: „Es ist wohl keine sehr unwahrscheinlich Annahme, daß der Mangel an Tieren darin begründet ist, daß, seit sich dieses Land aus dem Meer erhoben hat, keine Tiere geschaffen worden sind“ (Darwin, 1933, S. 236). Darwins Interpretation zu jener Zeit war also: lokale Schöpfung unter dem Einfluß der lokalen Umwelt (insbesondere des Klimas).

In den 23 Jahren zwischen Darwins Rückkehr von seiner Reise mit der *Beagle* und der Veröffentlichung seines Werkes *Origin of Species* waren Ereignisse eingetreten, die die biogeographische Theorie tiefgreifend beeinflusst hatten. So unrecht die sogenannten Katastrophisten mit der Mehrzahl ihrer Behauptungen auch hatten, sie trugen doch die wichtige Ansicht vor, die Oberfläche der Erde habe drastische Veränderungen durchgemacht; wenn man davon ausgeht, daß sich die Biota in Übereinstimmung mit ihrer Umgebung befinden, muß dies zwangsläufig starke Auswirkungen auf die Verbreitungsgebiete haben. Agassiz' Eiszeittheorie hat dies in eindrucksvoller und unerwarteter Weise bestätigt. Wenn ein großer Teil Nordeuropas mit Eis bedeckt war und auch das Klima der verbleibenden Gebiete stark von dieser Eisdecke beeinflusst wurde, so waren drastische Verschiebungen in den Vegetationszonen und ihren Bewohnern unvermeidlich. Zwei Autoren benutzten diese neue Einsicht dazu, die statische Biogeographie in eine dynamische, sich mit Entwicklung befassende Wissenschaft umzuwandeln: Edward Forbes und Alphonse de Candolle. In einer wichtigen Monographie versuchte Forbes (1846) das Verbreitungsmuster der Flora und Fauna der britischen Inseln als ein Produkt der jüngeren geologischen Geschichte zu erklären. Er postulierte, jede Art entstamme jeweils einem einzigen Entstehungszentrum und alle disjunkten Verbreitungsgebiete seien das Ergebnis sekundärer Unterbrechungen eines früher kontinuierlichen Areals. Die Zusammensetzung der britischen Biota erklärte er mit einer nach dem Pleistozän erfolgten Kolonisation durch südliche und östliche Elemente. Er hob hervor, daß neben rein physischen Schranken (wie Ozeanen und Gebirgszügen) auch Klima- und

Vegetationsschranken existieren, etwa zwischen der alpinen Flora der europäischen Gebirge und der eng damit verwandten arktischen Flora. In seinen handschriftlichen Notizen war Darwin zu ähnlichen Schlußfolgerungen gelangt, veröffentlichte diese aber erst dreizehn Jahre später.

In zwei wichtigen Punkten unterschied sich Forbes von Darwin. Beeindruckt vom geologischen Wandel, und da er die Ausbreitungsfähigkeit von Tieren und Pflanzen unterschätzte, war Forbes ein eifriger Landbrückenbauer und insbesondere Verfechter eines jetzt gesunkenen, in der Vergangenheit mitten im Atlantik liegenden Kontinents, Atlantis. Wichtiger war, daß Forbes weiterhin an der Überzeugung von der Unveränderlichkeit der Arten festhielt, und wenn er verwandte Arten in unterschiedlichen Gebieten vorfand, dies getrennten Schöpfungsakten statt der evolutiven Differenzierung im Verlauf der Isolation zuschrieb. Dies ist ein typisches Beispiel des von Thomas Kuhn so gut beschriebenen Phänomens, daß ein Autor sich dagegen wehrt, ein lang vertrautes Paradigma aufzugeben.

Kein anderer prädarwinischer Autor verwandte so viel Aufmerksamkeit auf das Problem „disjunkter Arten“ (seine Ausdrucksweise) wie der Botaniker Alphonse de Candolle (1806–1893). Er definierte „disjunkte Arten“ als Pflanzen, die in getrennten Gegenden leben und hinreichend isoliert sind, so daß eine gegenwärtige Ausbreitung von der einen Gegend in die andere unmöglich erscheint. In einer frühen Arbeit (1835) hatte er noch angenommen, disjunkte Arten entstünden an vielen Schöpfungszentren, in seinem großen Werk *Géographie botanique raisonnée* (1855) war er jedoch entschieden auf eine historische Erklärung unterbrochener Areale umgestiegen und hatte betont, die gegenwärtigen geographischen und klimatischen Gegebenheiten spielten nur eine sekundäre Rolle [6]. Es müßte vielmehr in früheren Zeitaltern andere Gelegenheiten für die Ausbreitung gegeben haben. Obgleich de Candolles Pflanzeogeographie eine hervorragende Analyse des Ursprungs biogeographischer Diskontinuitäten ist und den ersten völlig folgerichtigen Versuch seitens eines Pflanzeographen darstellt, die gegenwärtige Biogeographie als Produkt der Geschichte zu erklären, konnte der Autor keine umfassende Erklärung der Geschichte der Faunen und Floren geben, da er sich das Evolutionsdenken noch nicht zu eigen gemacht hatte. Nachdem Darwins *Origin of Species* veröffentlicht war, schlug de Candolle vor, „die Theorie der Aufeinanderfolge von Formen durch Abweichung von vorangehenden Formen“ könne als „die natürliche Hypothese“ zur Erklärung disjunkter Verbreitungsgebiete angesehen werden (1862).

Darwins Erklärung der geographischen Verbreitung

Es war Darwin, der den entscheidenden Schritt tat, die Biogeographie von den Beschränkungen zu befreien, die das auf dem Schöpfungsglauben fußende Vorurteil ihr auferlegt hatte [7]. Vor 1859 hatte es im wesentlichen zwei Theorien über den Ursprung der Biota gegeben (spätere Wanderungen lassen wir hier unberücksichtigt). Die Theisten schlugen vor, jede Art sei für sich durch einen Schöpfungsakt entstanden, und im Prinzip gäbe es so viele Schöpfungszentren wie es Arten oder getrennte Artareale gibt. Diese Erklärung setzt einen außerordentlich launenhaften Schöpfer voraus, was nur für einen extremen Fundamentalisten akzeptabel war. Die Deisten und Naturtheologen, die an eine geplante Welt glaubten, waren der Überzeugung, die Schöpfung und Entstehung

neuer Arten müsse gewissen Gesetzen gehorchen und werde von geeigneten Kräften verursacht. Daher erwarteten sie, in allen heißen tropischen Regionen, in allen trockenen und wüstenartigen Zonen, in allen Gebirgen und auf allen Inseln jeweils ähnliche („verwandte“) Arten anzutreffen. Wie Darwin immer wieder zeigte, fanden die Biogeographen natürlich keineswegs dies vor. Dieses Versagen der beiden existierenden Theorien brachte ihn dazu, eine dritte Kausaltheorie aufzustellen, die der Verbreitung als Resultat der gemeinsamen Abstammung.

Darwin postulierte die gemeinsame Abstammung verwandter Arten und der Angehörigen desselben höheren Taxon; daher konnte er weitreichende Folgerungen über die frühere Verbreitung und Bewegung dieser Taxa ziehen. Er trägt sein Beweismaterial in Kapitel XI und XII von *Origin of Species* vor; deren Lektüre ist wegen ihrer methodischen Strenge und der Logik der Argumentation ein Genuß. Darwin brauchte nicht mehr zu fragen: Ist eine Art da, wo sie ist, weil der Schöpfer ihr diesen Ort angewiesen hat? Unbehindert durch religiöse Beschränkungen konnte er Fragen stellen wie etwa: Warum setzt sich die Fauna oder Flora eines Gebiets aus speziellen Arten zusammen? Warum sind die Biota bestimmter Gebiete einander ähnlich, und die anderer nicht? Was ist für die Zusammensetzung von Inselfaunen bestimmend? Oder: Welches sind die Ursachen disjunkter Verbreitungsmuster?

Durch diese Fragen wurde Darwin zum Begründer der kausalen Biogeographie. In der Tat konzentrierte sich sein ganzes Interesse auf Fragen der Kausalität, und wir finden in diesen Kapiteln sehr wenig deskriptive Biogeographie. Aktualistischer Tradition folgend, bestand Darwin darauf, der Verbreitung die gegenwärtige Gestalt der Kontinente zugrunde zu legen und sie von daher zu interpretieren. Er war somit gegen jede leichtfertige Konstruktion von Landbrücken und befand sich damit im Gegensatz zu Forbes und der Mehrheit der Biogeographen der nachfolgenden achtzig Jahre. In dieser Hinsicht, wie in so vielen anderen, war Darwin dem modernen Denken sehr viel näher als seine Zeitgenossen und frühen Nachfolger.

Seine Argumentation hat im wesentlichen zwei Stoßrichtungen. Einerseits versucht er, zuvor vertretene Glaubenssätze zu widerlegen, andererseits bemüht er sich um neue kausale Theorien. Er vertritt zunächst „die Ansicht, daß alle Arten ursprünglich von einem bestimmten Geburtsort ausgingen. Wer sie ablehnt, ... nimmt seine Zuflucht zum Wunderglauben“ (*Origin*, S. 352), genau das, was Asa Gray von Agassiz' Theorie über multiple Schöpfungsakte gesagt hatte. Darwin argumentiert: Die Tatsache, daß die britischen Inseln und das europäische Festland so viele Arten gemeinsam haben, während keine einzige der europäischen Säugetierarten sich in Südamerika oder Australien findet, steht im Einklang mit den Gesetzen der dynamischen Biogeographie, ist aber mit der Theorie spezieller Schöpfungsakte nicht zu erklären.

Nach der Theorie der „Schöpfungsgesetze“ sollte man erwarten, daß Biota das unmittelbare Produkt des jeweiligen lokalen Klimas sind. Darwin widerlegte diese Theorie gründlich: Ob wir klimatisch ähnliche Landstriche Europas und Nordamerikas vergleichen oder „auf der südlichen Halbkugel große Landstrecken Australiens, Südafrikas und des westlichen Südamerika zwischen dem 25. bis 35. Breitengrad [vergleichen], so finden wir Gegenden, die sich in allem vollkommen gleichen, und doch wird man nirgends drei Faunen oder Floren finden, die weniger übereinstimmen“ (S. 347). Das gleiche läßt sich für bewaldete Regionen, für Inseln und für die Ozeane zeigen. Es gibt also nicht den geringsten Hinweis auf die Entstehung konstanter Arten nach dafür geeigneten Gesetzen.

Nach Darwins kausaler Theorie der Biogeographie lassen sich Verbreitungsmuster, insbesondere Disjunktionen, recht einfach erklären, wenn man von einer der zwei möglichen Annahmen ausgeht: Entweder

1. besitzt das betreffende Taxon eine Ausbreitungsfähigkeit, die es ihm gestattet, Hindernisse zu überqueren (etwa in Gebirgen eine Art, die in der Lage ist, eine Niederung zu überqueren und einen anderen Gebirgszug zu kolonisieren); oder
2. disjunkte Verbreitungsgebiete sind Relikte von Arealen, die in der Vergangenheit kontinuierlich waren.

Diese beiden Annahmen zusammen mit der These der Abstammung von gemeinsamen Vorfahren ermöglicht die Erklärung jedes Verbreitungsmusters, ohne daß ein Rückgriff auf übernatürliche Kräfte erforderlich wäre. So wird das Studium der Natur von Ausbreitungsschranken und Ausbreitungskapazitäten von Tieren und Pflanzen zur Hauptaufgabe des Biogeographen. „Es besteht ein sehr enger und wichtiger Zusammenhang zwischen den Schranken und Hindernissen für freie Wanderungen und den besonderen Unterschieden zwischen der Bevölkerung verschiedener Gegenden“ (S. 347). Darwin sah diese Schranken nicht als rein physische Hindernisse, denn zum einen besteht eine enge umgekehrte Beziehung zwischen der Wirksamkeit von Hindernissen und der Ausbreitungsfähigkeit von Arten und zum andern waren die Areale konkurrierender Arten seiner Ansicht nach ebenso wirksame Ausbreitungsschranken.

Darwin wußte, daß die richtige Bewertung der Ausbreitung die Schlüsselfrage bei der Erklärung von Verbreitungsmustern ist (S. 356–365). Er war der erste, der diese Fragen mit Hilfe sinnreicher Experimente zu klären versuchte, und kam zu dem Ergebnis, daß die Ausbreitungsfähigkeit von Organismen, insbesondere Pflanzensamen, weitaus größer war, als man bis dahin angenommen hatte, und daß es nicht nötig war, zur Erklärung eines großen Teils der Ausbreitung über Meeresschranken hinweg Landbrücken anzunehmen. Einen Faktor allerdings unterschätzte auch Darwin gewaltig, nämlich das Vermögen von Wind- und Luftströmungen, nicht nur Samen, sondern auch kleine Tiere zu transportieren.

Wie Forbes legte auch Darwin (allerdings kam er unabhängig zu diesem Ergebnis) großes Gewicht auf die Auswirkungen der Eiszeit auf das gegenwärtige Verbreitungsmuster (S. 365–382). Er behandelte diese Frage auf weltweiter Basis und versuchte dadurch, das Vorhandensein nördlicher Elemente in der südlichen Hemisphäre und auf tropischen Bergen zu erklären. Disjunkte Areale sind für seine Beweiskette von entscheidender Bedeutung, wenn er von der Verbreitung disjunkter Populationen derselben Art analog auf die Verbreitung verwandter Arten derselben Gattung schließt, und so weiter in der Hierarchie von Kategorien aufwärts.

Der größte Teil von Kapitel XII dient der Erörterung der Bewohner von Meeresinseln (S. 388–406). Wie Darwin darlegt, sind die Anhänger des Schöpfungsdogmas völlig außerstande zu erklären, warum es auf ozeanischen Inseln so wenige Arten gibt, oder warum bestimmte Tiergruppen, etwa Landsäugetiere, geschwänzte Amphibien und echte Süßwasserfische, auf ihnen stets fehlen. Die seltsame Unausgewogenheit der Biota von Meeresinseln sowie der auffallende Unterschied zwischen den Faunen kontinentaler und ozeanischer Inseln sind „bei Annahme unabhängiger Schöpfungsakte“ völlig unerklärlich und scheinen „mehr darauf hinzuweisen, daß gelegentliche Beförderungsmittel wirksam waren“ (S. 396). Daraus erklärt sich auch, warum die Inselbewohner am nächsten mit den Bewohnern des nächstgelegenen Kontinents verwandt sind, was Dar-

win zu folgender Frage an die Verfechter des Schöpfungsdogmas veranlaßt: „Warum tragen Arten, von denen man annimmt, sie seien nur auf den Galápagosinseln und nirgendwo anders entstanden, so deutlich das Gepräge einer Verwandtschaft mit denen Amerikas?“ (S.398).

Darwin sah naturgeschichtliche Phänomene stets unter einem biologischen Gesichtspunkt und war sich vollauf dessen bewußt, daß eine erfolgreiche Ausbreitung zwei Dinge voraussetzt: einmal die Fähigkeit, zu einem neuen Ort zu gelangen, und zum andern die Fähigkeit, diesen erfolgreich zu kolonisieren. „Wir dürfen nicht vergessen, daß weite Verbreitung nicht nur die Fähigkeit zur Überschreitung von Schranken erfordert, sondern auch die wichtigere Fähigkeit, in anderen Ländern den Kampf ums Dasein siegreich zu bestehen“ (S.405). Schließlich faßt er seine Befunde mit typisch viktorianischer Vorsicht folgendermaßen zusammen: Meiner Überzeugung nach „stehen der Annahme, daß alle Individuen derselben Art, wo immer sie sich befinden, von gemeinsamen Vorfahren abstammen, keine unüberwindlichen Schwierigkeiten im Wege“ (S.407).

In der Biogeographie, wie auch auf so vielen anderen Gebieten, war Darwin seinen Zeitgenossen weit voraus. Erst in den vierziger Jahren dieses Jahrhunderts holte ihn die Wissenschaft der Biogeographie ein, obwohl ein paar fortgeschrittene Autoren in den dazwischenliegenden Jahren bereits strikt darwinsche Biogeographie betrieben.

Die Biogeographie nach 1859

Die wissenschaftliche Biogeographie, so wie sie heute existiert, beginnt mit den Kapiteln XI und XII von Darwins *Origin of Species*. Aus Mangel an Raum ist es hier nicht möglich, die reiche Geschichte der nachfolgenden einhundertundzwanzig Jahre ausführlich zu behandeln. Doch soll der Versuch gemacht werden, wenigstens einige der wichtigsten Trends anzuführen [8].

Regionale Biogeographie. Das Interesse am Vergleich von Faunen und Floren verschiedener Regionen reicht bis ins 17. Jahrhundert zurück. Ein solcher Vergleich war eins der Hauptanliegen von Buffon und Linnaeus, und das gleiche gilt für verschiedene Biogeographen (etwa de Candolle, Swainson und Schmarda) in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts. Die Veröffentlichung von P. L. Sclaters Unterteilung der Welt in (sechs) zoogeographische Regionen auf der Grundlage der Verbreitung der Vögel (1858) markierte jedoch den Anfang einer neuen Periode.

Darwin zeigte sich niemals besonders interessiert an regionaler Biogeographie. Allem Anschein nach hielt er diese Methode des Studiums von Verbreitungserscheinungen für zu statisch und deskriptiv taxonomisch. Nichtsdestoweniger befaßten sich in den ersten sechzig Jahren nach Erscheinen von *Origin of Species* die meisten Biogeographen mit der regionalen Verbreitung. Die Bibel dieser Schule war A. R. Wallaces maßgebendes zweibändiges Werk *The Geographical Distribution of Animals* (1876). Obgleich jedermann darin übereinstimmte, daß die wichtigsten tiergeographischen Regionen mehr oder weniger mit den größeren Festlandmassen übereinstimmten, wurden für die Zusammenfassung dieser Landmassen zu „Regionen“ unterschiedliche Schemata vorgeschlagen, und zwar je nach der Gruppe von Organismen, auf denen die geographische Klassifikation sich gründete. Die Erforscher der Säugetiere waren von der Ähnlichkeit

der Säugetierfaunen Eurasiens und Nordamerikas beeindruckt und faßten diese Kontinente zur Holarktis zusammen. Die Ornithologen dagegen entdeckten eine relativ große Verwandtschaft zwischen den Vögeln Nord- und Südamerikas, und einige von ihnen schlugen vor, von der Alten Welt (Paläogaea) eine Region Neogaea abzutrennen (siehe Mayr, 1946 a). Für Botaniker schienen wieder andere Abgrenzungen natürlicher zu sein. Zum Beispiel gehören die Pflanzen des gesamten Raumes von der malayischen Halbinsel bis nach Neuguinea und den Pazifikinseln einem einzigen Florenreich an, während bei den Faunen eine auffallende Untergliederung in ein westliches indo-malaysisches Element und ein östliches Australo-Papua-Element erforderlich wird; beide sind durch eine zwischen Neuguinea und den großen Sundainseln hindurch verlaufende Nord-Süd-Linie voneinander getrennt. Der genaue Verlauf dieser Linie blieb ein dreiviertel Jahrhundert lang umstritten, bis man erkannte, daß die „Wallace-Linie“ zwischen Borneo und Celebes den Rand des asiatischen Festlandsockels widerspiegelt, während die „Weber-Linie“ zwischen Celebes und den Molukken die Linie des Faunengleichgewichts ist (Mayr, 1944b).

Mit dieser recht grobkörnigen Analyse unzufrieden, haben die Vertreter der regionalen Biogeographie, angefangen mit de Candolle, viel Mühe auf den Versuch verwandt, eine Fein-Untergliederung von Subregionen und *biotischen Distrikten* vorzunehmen, und diese Bemühungen sind bis zum heutigen Tag fortgesetzt worden. Im großen und ganzen blieben derartige Studien jedoch auf deskriptivem Niveau und trugen wenig zu allgemeinen Schlüssen bei.

Mit E. R. Dunn (1922) begann eine Rebellion gegen diesen statischen Ansatz; er schlug stattdessen eine Kausalanalyse von Faunen vor. G. G. Simpson (1940; 1943; 1947) und Mayr übernahmen die Führung dieser neuen Bewegung; ersterer insbesondere soweit es die Säugetiere betraf, und letzterer auf dem Gebiet der Vögel [9]. Simpson zeigte, daß Festlandmassen durch verschiedene Arten von Brücken (etwa „Korridore“, „Filterbrücken“) miteinander verbunden sein können, und unterstrich vor allem das statistische Element bei der Abschätzung der Wahrscheinlichkeit einer Ausbreitung über das Meer. Dies bedeutete tatsächlich eine Rückkehr zu Darwins klassischem Rahmen der kausalen Biogeographie, der von Wallace und seinen Nachfolgern vernachlässigt worden war. Das Schlüsselproblem bei diesem Ansatz ist die Ausbreitung.

Geschichte der Kontinente und der Ausbreitungsmittel. Die zwei großen Streitfragen in der darwinschen Biogeographie sind einmal die Frühgeschichte der Kontinente und ihrer Landverbindungen und zum andern die aktiven und passiven Ausbreitungsmittel der verschiedenen Tiergruppen.

Hinsichtlich der Festlandverbindungen lassen sich drei Hauptschulen erkennen. Eine von ihnen setzte Forbes' Neigung fort, Landbrücken, in der Vergangenheit existierende Inseln und versunkene Kontinente zu postulieren. Arealdisjunktionen wurden mit der Existenz früherer Landbrücken zwischen Europa und Nordamerika, zwischen Afrika und Südamerika, Südamerika und Australien, Madagaskar und Indien, Hawaii und Samoa usw. erklärt. Es gibt keinen Ozean, der zur Blütezeit dieser Schule nicht kreuz und quer von Landbrücken durchzogen worden wäre. Die Urheber dieser Landbrücken hatten eins gemeinsam: sie hatten eine sehr geringe Meinung von den Ausbreitungsfähigkeiten von Pflanzen und Tieren [10].

Allerdings waren nicht alle Landbrücken vom geologischen Standpunkt aus unge-rechtfertigt. Alle Biogeographen waren sich darin einig, daß auf kontinentalen Fest-

landsockeln liegende Inseln, etwa Großbritannien, Ceylon und die Sundainseln, früher mit dem Festland zusammengehangen haben mußten, wie Zimmermann und Forbes bereits gesagt hatten. Eine Landbrücke über die Beringstraße zwischen Nordamerika und Nordostasien wurde ebenfalls allgemein akzeptiert. Die „Landbrückenbauer“ gingen jedoch noch viel weiter und schlugen, unter Nichtbeachtung geologischer Überlegungen, häufig sogar Landbrücken vor, um das Vorkommen von Arten auf Inseln zu erklären, die nichts anderes als die aus den Tiefen des Ozeans aufragenden Spitzen vulkanischer Kegel sind.

Alle Biogeographen, die Darwins Lyellsche Tradition fortsetzten und einen im wesentlichen langdauernden Bestand der Festlandmassen und Ozeanbecken postulierten und nur gelegentliche Anhebungen und Absenkungen des Meeresspiegels wie zum Beispiel während der Eiszeiten des Pleistozän zugestanden, verwehrten sich auf das heftigste gegen solch unbekümmertes Landbrückenbauen. A. R. Wallace stand in der Ablehnung von Landbrücken aufseiten Darwins (Fichman, 1977). Besonders nachdrücklich wurden Einwände gegen die Hypothese übermäßig vieler Festlandverbindungen von Matthew (1915) und Simpson (1940), aber auch von Mayr (1941; 1944a), Darlington (1957) und mehreren Pflanzeogeographen zum Ausdruck gebracht (Carlquist, 1974) [11]. Die Biogeographen dieser Schule haben zwei Dinge gemeinsam. Erstens lehnen sie Veränderungen in den Umrissen der Kontinente ab, sofern sie nicht von der Geologie bestätigt worden sind, und zweitens haben sie ein sogar noch größeres Vertrauen als Darwin in die Fähigkeit der meisten Tier- und Pflanzenarten, anscheinend ungeheuer große Wasserflächen zu überqueren.

Eine dritte Schule entstand nach der Veröffentlichung von Wegeners Kontinentalverschiebungstheorie im Jahre 1915. Obgleich diese Theorie von einer Reihe von Biogeographen unterstützt wurde, war sie zunächst nicht sehr erfolgreich, und zwar aus zwei Gründen. Zum einen waren die Geophysiker einstimmig dagegen, da sie sich keine Kräfte vorstellen konnten, die für derartig gewaltige Bewegungen von Teilen der Erdkruste verantwortlich sein könnten, wie Wegener sie postulierte. Zum anderen mißbrauchten diejenigen Biogeographen, die die Kontinentalverschiebungstheorie übernommen hatten, diese auf recht schlimme Weise, indem sie sie primär dazu heranzogen, Phänomene des späten Tertiär und Pleistozän zu erklären. Der Widerstand der Biogeographie gegen die Wegenersche Theorie, wie sie ursprünglich vorgeschlagen worden war, war nicht reaktionär, sondern fußte sicher auf dem damals existierenden Wissen.

Durch die Entwicklung der Theorie der Plattentektonik in den sechziger Jahren dieses Jahrhunderts lebte die Kontinentalverschiebungstheorie erneut auf [12]. Der größte Erfolg dieser Theorie besteht darin, daß sie Verbreitungsmuster erklärt, die im Jura oder in der Kreidezeit entstanden, etwa die Verteilung der Hauptgruppen der Süßwasserfische, doch läßt sie immer noch viele Fragen offen. Die Plattentektonik forderte zum Beispiel bis zum frühen Tertiär eine Verbindung zwischen Australien und der Antarktis mit Südamerika. Später trennte sich Australien von der Antarktis und trieb nordwärts, kam also erst in recht junger Zeit mit den Auslegern des asiatischen Kontinents in Verbindung. Warum besteht dann das Vogelleben Australiens mit der möglichen Ausnahme einiger weniger kleiner Gruppen fast ausschließlich aus asiatischen Elementen? Die Geschichte des Pazifiks ist ebenfalls noch umstritten. Madagaskar, Indien und Südostasien geben weitere Rätsel auf.

Die zwei Hauptfehler einiger Biogeographen in jüngerer Zeit liegen darin, daß sie nicht erkannten,

1. daß die gegenwärtigen Verbreitungsmuster verschiedener höherer Taxa in verschiedenen geologischen Zeitaltern entstanden (als Lage und Entfernung der verschiedenen Platten anders waren nicht nur als heute, sondern auch als zu der Zeit, in der die stärkste Ausbreitung anderer höherer Taxa stattfand) und
2. daß das Verbreitungsmuster einer Gruppe stark von ihrer Ausbreitungsfähigkeit bestimmt wird. Gruppen mit relativ geringer aktiver Ausbreitungsfähigkeit, wie die Mehrheit der Landsäugetiere, echten Süßwasserfische oder Erdwürmer, weisen andere Muster auf als Gruppen, die sich mit Leichtigkeit ausbreiten, wie Süßwasserplankton, an Gespinsten segelnde Spinnen (ballooning spiders), Vögel und einige Insektengruppen. Ein Spezialist, der auf der Grundlage seiner Kenntnis einer einzelnen Organismengruppe in großem Bogen Verallgemeinerungen trifft, läuft Gefahr, zu unangewogenen Schlüssen zu gelangen.

In gewisser Weise ist die Kontinentalverschiebungstheorie eine Synthese aus der Theorie des langandauernden Bestehens von Ozeanen und Kontinenten und der Theorie von Festlandbrücken. Zwar gelten die größten Festlandmassen (Platten) immer noch als permanent, doch verändern sich ihre Lage und Verbindungen im Lauf der Zeit, auch wenn diese Veränderungen so ungeheuer langsam verlaufen, daß zwischen den rekonstruierten Umrissen der Kontinente in der Mitte des Tertiär und den heutigen keine auffallenden Unterschiede bestehen. Soweit es die rekonstruierte Geschichte der Verbreitung von Säugetieren und Vögeln betrifft, machte die Plattentektonik nicht so viele Revisionen der Ergebnisse der die Permanenz von Ozeanen vertretenden Schule erforderlich, wie man hätte erwarten können. Sie betrifft in erster Linie den gegenseitigen Austausch des älteren holarktischen Elements zwischen Eurasien und Nordamerika (über den Nordatlantik und nicht über die Beringstraße) und den Ursprung der älteren australischen Fauna (Südamerika via Antarktis). Größere Änderungen wurden durch die Plattentektonik bei der Verbreitung von Gruppen erforderlich, deren stärkste Ausbreitung vor der mittleren Kreidezeit erfolgt war.

Disjunktionen. Die Erklärung des Ursprungs von Disjunktionen ist auch heute noch eins der umstrittensten Gegenstände der Biogeographie. Es lassen sich zwei Arten von Disjunktionen unterscheiden, die primären und die sekundären. Eine primäre Disjunktion entsteht, wenn kolonisierende Elemente eine isolierte Gegend erreichen und es ihnen gelingt, dort eine permanente Population zu errichten. Ein Beispiel dafür ist die nach dem Pleistozän erfolgte Ausbreitung skandinavischer Insekten und Pflanzen nach Island. Diese Kolonisierung, das ist heute völlig sicher, fand über eine weite Wasserfläche hinweg statt. Wir haben es hier mit dem typischen Fall einer primären Disjunktion zu tun.

Sekundäre Disjunktionen entstehen durch das Auseinanderreißen eines ursprünglich kontinuierlichen Verbreitungsgebiets aufgrund eines geologischen, klimatischen oder biotischen Ereignisses. Die Blauelster (*Cyanopica cyanea*) kommt in Ostasien vor (vom Transbaikal bis nach China und Japan) und besitzt eine völlig isolierte Kolonie in Spanien und Portugal. Ohne Zweifel hätte dieses Verbreitungsmuster niemals durch eine Ausbreitung über große Entfernungen hinweg zustande kommen können, sondern es entstand dadurch, daß die Region zwischen den beiden Isolatn im Pleistozän unbewohnbar wurde, und so wurde ein ursprünglich mehr oder weniger kontinuierliches paläarktisches Areal auseinandergerissen. Leider ist die Situation nicht immer so eindeutig. Die Folge sind Kontroversen darüber, ob Disjunktionen durch Ausbreitung über

große Strecken entstanden sind, oder ob es, im Gegenteil, Beweise dafür gibt, daß die Räume in früheren Zeiten physisch miteinander verbunden waren.

Als der Rausch des Festlandbrücken-Bauens wieder abgeflaut war, ja, als es niemandem mehr zur Ehre angerechnet wurde, wenn er irgendeine Landbrücke postulierte, die nicht geologisch gut belegt war (das gilt insbesondere für die vierziger und fünfziger Jahre dieses Jahrhunderts), entdeckte man die außerordentliche Fähigkeit vieler Organismengruppen zur Kolonisation ungewöhnlich isolierter Orte. Die gesamte Fauna und Flora der Hawaiischen Inseln, um nur diesen einen Fall zu erwähnen, ist das Produkt transozeanischer Kolonisierung, auch wenn dies allem Anschein nach durch die Existenz einiger Zwischenstationen im östlichen Pazifik, die inzwischen im Meer versunken sind, erleichtert wurde. Im Zuge der Theorie der Plattentektonik entstand jedoch eine Reaktion dagegen, daß man allzu großes Vertrauen in die Ausbreitung über große Entfernungen setzte. Vielleicht habe es dort, wo heute unermeßlicher Ozean ist, doch eine Festlandverbindung gegeben. In der Tat weiß man heute, daß Afrika und Südamerika in der frühen Kreidezeit noch eine kontinuierliche Landmasse darstellten und daß Europa und Nordamerika noch im Eozän über den Nord-Atlantik hinweg miteinander verbunden waren.

Gegen Ende der fünfziger Jahre wurde eine etwas exzentrische biogeographische Theorie vorgeschlagen, die „vikariierende Biogeographie“. Soweit ich das verstehe, legt sie großes Gewicht auf frühere zusammenhängende Landmassen und mißt der Ausbreitung über große Entfernungen wenig Gewicht bei [13]. Es ist logisch, daß die Hauptvertreter dieser Theorie in erster Linie unter den Ichthyologen zu suchen sind, da besonders Süßwasserfische eine außerordentlich geringe Ausbreitungsfähigkeit haben. Tatsächlich sieht es nicht so aus, als habe die vikariierende Biogeographie neue Prinzipien eingeführt, da das Auftreten sekundärer Disjunktionen bereits Forbes, Darwin, Wallace und anderen Pionieren der Biogeographie wohlbekannt war (Hofsten, 1916). Insbesondere Darwin war sich dieser zwei Ursachen für das Entstehen von Disjunktionen durchaus bewußt.

Faunistische Elemente. Schranken kommen und gehen. Das Anheben der Nord- und Südamerika miteinander verbindenden Landenge von Panama vor etwa fünf Millionen Jahren, die Entstehung der Beringbrücke, das Absinken des Meeresspiegels sowie das Fallen der Temperatur mit fortschreitenden Eisfronten im Pleistozän sind ein paar Beispiele dafür, wie Hindernisse verschwinden oder entstehen. Infolgedessen alternieren teilweise isolierte faunistische Areale zwischen Perioden großer Isolierung (die eine Gelegenheit zur Erzeugung endemischer Populationen bieten) und Perioden des Faunenaustauschs. Aus diesem Grunde sind Biota nicht homogen, sondern bestehen aus mehreren biotischen Elementen, die zu verschiedenen Zeiten eingewandert sind. Das älteste nachweisbare Element (sofern es nicht von anderswo her bekannt ist, wo es zu einem früheren Zeitpunkt auftrat) wird gewöhnlich als das autochthone Element des Areals bezeichnet, was nicht mehr besagt, als daß seine frühere Geschichte unbekannt ist. Auf der Grundlage verschiedener Muster der Radiation autochthoner Elemente sowie der Einwanderung fremder Faunenelemente unterschied Mayr (1965b) sechs Typen von Faunen. Bei dieser Klassifikation liegt das Schwergewicht auf der Tatsache, daß außer einem ursprünglichen alten Element (das gewöhnlich nicht analysierbar ist) eine Fauna andere Elemente enthält, die nach ihrer Ankunftszeit eingestuft werden können. Diese Methode erlaubt eine dynamische Interpretation, die realistischer ist als die typologische Zuteilung von Faunen zu den permanenten Stücken der Erdkruste, die die Plattentektonik anerkennt.

Ökologische Biogeographie. Die Umweltfaktoren, die die Verbreitung beeinflussen, waren für Darwin von großem Interesse. In gewisser Weise, so könnte man sagen, bedeutet dieses Interesse eine Rückkehr zu den Traditionen von Buffon, Linnaeus und Humboldt, mit dem Unterschied, daß sich die Erforschung dieser Faktoren nunmehr fest auf evolutive Grundsätze stützte. Diese Faktoren waren der Hauptgegenstand von Wallaces Werk *Island Life* (1880). In jüngerer Zeit gilt die besondere Aufmerksamkeit der Ökobiogeographie wieder einer Umweltkomponente, die zuerst von Lyell hervorgehoben worden war und die für Darwin einen größeren Einfluß auf die Verbreitung von Arten hatte als irgendeine andere: der Konkurrenz. Nach Darwins Überzeugung war das Vorhandensein oder Fehlen einer konkurrierenden Art für den Erfolg von Kolonisationen ausschlaggebend und darüber hinaus mehr als alle anderen Faktoren für das Aussterben verantwortlich. Diese Betonung der Konkurrenz, die nach Darwin niemals mehr völlig unbeachtet blieb und in den Schriften von Wallace, Simpson und Mayr einen prominenten Platz einnimmt, erlebte eine Wiedergeburt in den Arbeiten von David Lack und der Hutchinson-MacArthur-Schule über Artenvielfalt. MacArthur und Wilson schlugen in ihrem Buch *Theory of Island Biogeography* (1967) ein mathematisches Modell vor, in dem die etwas vagen Vorstellungen Darwins und seiner Anhänger formalisiert und quantifiziert werden. Diese Veröffentlichung erwies sich als recht stimulierend, in ihrer Folge erschienen zahlreiche präzise biogeographische Analysen von Autoren wie Diamond, Cody und Terborgh [14]. Bei diesen Forschungen liegt der Schwerpunkt auf der Fähigkeit einzelner Arten zu kolonisieren, auf dem wechselseitigen Einfluß der Arten, der die Artenvielfalt an einem Standort bestimmt, und auf den Ursachen für das Aussterben einzelner Arten. Noch in den ersten Anfängen steckt eine vergleichende Analyse der Auswirkungen dieser Faktoren auf Tier- und Pflanzengruppen, die in ihrer Ausbreitungsfähigkeit, Reproduktionsstrategie, Lebenserwartung, physiologischen Toleranz, in ihrem genetischen System und anderen möglicherweise die Kolonisations- und Konkurrenzfähigkeit beeinflussenden Attributen verschieden sind. Bei der Bewertung dieser Faktoren bestehen immer noch krasse Unterschiede in der Auslegung, und da dies ein Kennzeichen aller aktiven Forschungsgebiete ist, kann man mit Recht annehmen, daß dieser Zweig der Biogeographie noch lange aktiv bleiben wird.

Leider haben die Autoren auf diesem Gebiet häufig zwei Dinge miteinander verwechselt. Das Wort *Biogeographie* bezeichnet die Wissenschaft, die sich mit der Verbreitung von Organismen befaßt, wohingegen die *ökologische Biogeographie* den Einfluß ökologischer (Umwelt-) Faktoren auf die Verbreitung bedeutet. Die geographische Variation der Anpassungen von Organismen an ihre Umwelt ist jedoch unter dem Namen *geographische Ökologie* bekannt. Das erste wichtige Buch auf diesem Gebiet war Sempers *Natürliche Existenzbedingungen der Thiere* (1880). Ein späteres Buch zum gleichen Thema war, trotz seines irreführenden Titels, Hesses *Tiergeographie auf ökologischer Grundlage* (1924). Die entscheidende Frage auf diesem Gebiet ist: Durch welche Anpassungen wird ein Tier oder eine Pflanze in die Lage versetzt, in gewissen klimatischen Zonen zu existieren, insbesondere in solch besonderen oder schwierigen Umwelten wie Arktis, Wüsten, Brackwasser, Tiefsee, Höhlen oder heißen Quellen? Diese geographische Ökologie geht unmittelbar in die ökologische Physiologie über, wie zum Beispiel in der Forschungsarbeit von Schmidt-Nielsen (1979).

Die Morphologie als Beweis für Evolution und gemeinsame Abstammung

Unter den Beweisen für die Evolution nahm die Morphologie für Darwin einen sehr wichtigen Platz ein, sagte er doch: „Die Morphologie ist einer der interessantesten Teile, ja man kann sagen: die Seele der Naturgeschichte“ (*Origin*, S. 434). Warum hielt Darwin die Morphologie für so wichtig? Wir können diese Frage nicht beantworten, ohne zuvor einen kurzen Überblick über die Geschichte dieses Gebietes zu geben.

Die Morphologie ist die Wissenschaft der Form oder Gestalt der Tiere und Pflanzen. Wohin genau im theoretischen Rahmen der Biologie sie gehört, ist immer umstritten gewesen und ist es in gewissem Maße auch heute noch. Bemerkenswert waren die häufigen Versuche ab Ende des 18. Jahrhunderts, eine „reine Morphologie“ zu gründen, die von der Biologie mehr oder weniger unabhängig sein sollte, eine Wissenschaft, die in gleicher Weise den Biologen, den Mathematiker und den Künstler ansprechen sollte. Es ist völlig unmöglich, die komplexe Geschichte dieser Disziplin zu verstehen, solange man sich nicht darüber im klaren ist, daß der Ausdruck Morphologie zur Bezeichnung mehrerer unabhängiger und recht verschiedener Entwicklungen benutzt wird.

Zwei dieser Entwicklungen befassen sich mit unmittelbaren Ursachen:

1. Morphologie des Wachstums, einschließlich aller Wachstums- und Entwicklungsprozesse, die mathematisch formuliert werden können, insbesondere das allometrische Wachstum; und
2. funktionale Morphologie, die Beschreibung von Strukturen im Zusammenhang mit den Funktionen, denen sie dienen.

Drei andere Entwicklungen betreffen letzte Ursachen:

3. idealistische Morphologie, d. h. die Erklärung der Form als Produkt einer zugrundeliegenden Essenz oder eines zugrundeliegenden Archetypus;
4. phylogenetische Morphologie, die Ableitung der Form von der eines gemeinsamen Vorfahren (oder häufig das Zurückverfolgen der Form auf die eines rekonstruierten gemeinsamen Vorfahren); und
5. evolutionäre Morphologie, die die Form entweder als Reaktion auf Anforderungen der Umwelt (Erklärungen vom Typ, wie sie Lamarck gab) oder als Adaptationen infolge von Selektionsdrucken versteht.

Angesichts dieser vielen verschiedenen Betrachtungsweisen der Form (und es gibt noch andere, die hier nicht genannt worden sind), ist eine einheitliche Behandlung der Morphologie völlig unmöglich. Insbesondere diejenigen ihrer Aspekte, die sich mit unmittelbaren Ursachen befassen, gehören entweder in die Physiologie oder in die Embryologie und werden hier nicht behandelt.

Von der Antike bis ins 18. Jahrhundert stand die Anatomie des Menschen im Mittelpunkt des Interesses der Morphologie [15]. Die Anatomie eines Galen oder Vesalius war jedoch einfach eine Hilfsdisziplin der Physiologie; sie beruhte auf der Beobachtung, daß ein sorgfältiges Studium der Struktur (vorzugsweise von Experimenten begleitet) eine Menge über Körperfunktionen aussagen kann. So überrascht es denn nicht, daß die Anatomie von der Antike bis zur Renaissance als Zweig der physiologischen Medizin galt.

Im 16. Jahrhundert, als Tiere nicht mehr nur seziiert wurden, um zum Verständnis der Funktion der Teile des menschlichen Körpers beizutragen, sondern auch, weil das Interesse an der Natur eine große neue Blüte erlebte, begann sich ein neuer Trend zu entwik-

keln. Belons (1555) berühmte Zeichnung, in der er das Skelett eines Vogels mit dem eines Menschen vergleicht, war ein frühes Anzeichen dieses neuen Interesses. Je mehr Tiere seziert und miteinander verglichen wurden – und zwar nicht nur Wirbeltiere, sondern auch Insekten (Malpighi, Swammerdam) und marine Wirbellose –, um so mehr begannen sich die Zoologen an den Pionier dieses Fachgebiets, Aristoteles, zu erinnern. In der Tat hatte Aristoteles in seinem großen biologischen Werk ein substantielles Fundament für eine Wissenschaft der Morphologie gelegt.

Insbesondere drei seiner Vorstellungen hatten bleibende Wirkung. Die erste war die klare Erkenntnis, daß es Gruppen von Tieren gibt, die durch eine „Einheit des Bauplans“ miteinander verbunden sind. Alle warmblütigen, auf dem Festland lebenden Vierbeiner beispielsweise besitzen nicht nur Haar und äußere Merkmale als charakteristisches Kennzeichen, sie sind einander auch in Herz, Lunge, Leber, Nieren und praktisch allen anderen inneren Organen ähnlich. Eine ähnliche Einheit des Plans stellt Aristoteles auch für andere Wirbeltiergruppen und für mehrere Wirbellosentaxa auf, etwa Krebstiere und einige Mollusken. Er nahm als selbstverständlich an, daß Tiere mit demselben Bauplan äquivalente Körperteile besitzen, die wir heute als homolog bezeichnen würden. Da sein Interesse jedoch in erster Linie der Funktion galt, machte er keinen Unterschied zwischen Ähnlichkeiten, die durch das bedingt sind, was wir heute gemeinsame Abstammung nennen würden, und solchen, die durch die Funktion bedingt sind. Und diese Verwirrung sollte noch zweitausend Jahre lang anhalten.

Desgleichen erkannte Aristoteles sehr genau, daß es gewisse Korrelationen gibt. Zum Beispiel beobachtete er, daß kein Tier sowohl Stoßzähne als auch Hörner hat. Wenn ein Teil eines Tieres im Vergleich zu anderen ähnlichen Tieren vergrößert worden war, so würde dies durch die Verkleinerung eines anderen Teils ausgeglichen werden. Denn, wie Aristoteles feststellte, „die Natur gibt unwandelbar einem Teil das, was sie von einem anderen wegnimmt“. Dieser Gedanke wurde später von Goethe wieder aufgenommen und in Geoffroys „*Loi de balancement*“ weiter ausgearbeitet (siehe Kapitel 7).

Ein drittes aristotelisches Konzept, das in der Geschichte der Morphologie wichtig war, ist natürlich das der *scala naturae*. Diejenigen, die im 17. und 18. Jahrhundert dem Interesse an der vergleichenden Anatomie wieder neue Impulse verliehen, waren von der Einheit des Bauplans aufs höchste beeindruckt und versuchten, Ähnlichkeiten aufzustellen, etwa hinsichtlich der Extremitäten verschiedener Arten von Säugetieren, obgleich einige unter der Erde graben, wie Maulwürfe, andere schwimmen, wie Wale, und wieder andere fliegen, wie Fledermäuse. Alle diese Bemühungen wiesen dieselbe Schwäche auf wie die des Aristoteles: es wurde nicht weiter analysiert, was genau „Ähnlichkeit“ bedeutete. Infolgedessen waren einige der Vergleiche recht lächerlich, wie etwa wenn der Botaniker Cesalpino die Wurzeln von Pflanzen mit dem Magen von Säugetieren verglich, den Stamm mit dem Herzen und so weiter, da die entsprechenden Organe ähnliche Funktionen hatten.

Die Entdeckung immer neuer Tier- und Pflanzentypen in exotischen Ländern und neuer innerer Strukturen, wie sie von den vergleichenden Studien der Anatomen aufgezeigt wurden, ließ die anscheinend unbegrenzte Vielgestaltigkeit der lebenden Welt ständig größer werden. Und doch gab es flüchtige Einblicke in zugrundeliegende Muster, die insbesondere durch eine allem Anschein nach vorhandene Einheit des Plans bei bestimmten Organismengruppen dokumentiert wurden. Die Morphologen brachten mit seiner Hilfe Ordnung in das lebende Universum, geradeso wie die Gesetze Galileis,

Keplers und Newtons Ordnung in das physikalische Universum gebracht hatten. Jede Struktur oder Erscheinung, die einem Phänomen in einem anderen Organismus auch nur im geringsten ähnelte, wurde sofort dazu benutzt, weitreichende Analogien aufzustellen. Linnaeus war ein unerreichter Meister der Analogie, wie in seiner Beschreibung der Blume in bezaubernder Weise zum Ausdruck kommt (Ritterbush, 1964, S. 110).

Seinen Höhepunkt erreichte dieser Trend in der idealistischen Morphologie der deutschen Naturphilosophen. Es ist kein Zufall, daß es ein Dichter war, der diese Bewegung einleitete: Johann Wolfgang von Goethe (1749–1832); denn in gewisser Weise war sie eine Mischung aus Platos Essentialismus und ästhetischen Prinzipien. Die Suche nach einem zugrundeliegenden *eidos* veranlaßte Goethe dazu, die These vorzuschlagen, alle Organe der Pflanze seien nichts anderes als abgeänderte Blätter. Goethe nahm seine Studien sehr ernst. Er war es, der im Jahre 1807 den Ausdruck „Morphologie“ für dieses Forschungsgebiet prägte. Sein Interesse galt ebenso Tieren wie Pflanzen, und er selbst nahm eine ganze Reihe von Sektionen vor, um sich mit der Struktur von Wirbeltieren vertraut zu machen. Diese, wie auch seine theoretischen Überlegungen veranlaßten ihn zu der Feststellung: „Dies also hätten wir gewonnen, ungescheut behaupten zu dürfen: daß alle vollkommeneren organischen Naturen, worunter wir Fische, Amphibien, Vögel, Säugetiere und an der Spitze der letzteren den Menschen sehen, alle nach einem *Urbilde* geformt seien, das nur in seinen sehr beständigen Teilen mehr oder weniger hin und her weicht und sich noch täglich durch Fortpflanzung aus- und umbildet“ (Goethe, 1795). Diese Vorstellungen hatten, wie Lovejoy und andere gezeigt haben, nichts mit Evolution zu tun; einige von Goethes Ideen jedoch waren tastende Vorwegnahmen von Prinzipien, die Geoffroy später formulieren sollte [16].

Lorenz Oken (1779–1851) war der phantasie reichste, aber auch der überspannteste Vertreter der idealistischen Morphologie. Seine absurdesten Vergleiche sind heute wohlmeinender Vergessenheit anheimgefallen, einer seiner Gedanken aber, wenn auch weitgehend falsch, sollte die Morphologie während der darauffolgenden fünfzig Jahre beschäftigen. Wie Goethe bei seiner Blatt-Theorie, verglich Oken nicht nur „dieselbe“ Struktur in verschiedenen Organismen miteinander, sondern auch verschiedene Strukturen in demselben Organismus, insbesondere jene, die reihenweise in verschiedenen Segmenten angeordnet sind, wie zum Beispiel die Rückenwirbel. So gelangte er zu der berühmten Theorie, der Schädel bestünde aus miteinander verschmolzenen Wirbeln. Obgleich sich später herausstellte, daß Oken in diesem speziellen Fall unrecht hatte, war der Ansatz an sich tatsächlich in der Morphologie der Arthropoden sehr produktiv, da er dazu beitrug, die Homologisierung von Mundpartien und anderen Kopffortsätzen mit Extremitäten zu erleichtern.

In dieser Epoche vor dem Evolutionismus suchte die Morphologie verzweifelt nach einer erklärenden Theorie. Unter dem Einfluß der damals vorherrschenden Philosophie des Essentialismus kombinierte sie schließlich die durch Beobachtung bestätigte Existenz bestimmter Typen von Strukturen (Einheit des Plans) mit dem Begriff von Platos *eidos* und postulierte, die Organismen verkörpert eine begrenzte Anzahl von Archetypen. Die Morphologen suchten nach der realen Essenz, dem Idealtypus oder, wie die Deutschen es nannten, der Urform unter der beobachteten großen Variabilität. Die Blütezeit der idealistischen Morphologie (wie sie genannt wurde) war in der Zoologie recht kurz, der letzte ernstzunehmende Vertreter war Richard Owen (1848; 1849); allerdings gab es in diesem Jahrhundert einige Bemühungen, sie wieder aufleben zu lassen [17]. In der Botanik hat, dem frühen und heftigen Widerstand seitens Schleidens, Hofmeisters

und Goebels zum Trotz, eine Schule der idealistischen Morphologie bis auf den heutigen Tag überlebt. Führend war zu Beginn Alexander Braun (1805–1877), ihre jüngeren Vertreter sind Agnes Arber und W. Troll. In der Tat findet sich ein starkes Element dieser Philosophie in den Schriften vieler Pflanzenmorphologen der letzten Generation (etwa Zimmermann und Lam).

Wie Bowler (1977b) und Ospovat (1978) gezeigt haben, bedeutete die idealistische Morphologie bei ihrem Entstehen im frühen 19. Jahrhundert ein recht drastisches Abgehen von der orthodoxen Naturtheologie, derzufolge jede Struktur eines Organismus lediglich zum Nutzen einer bestimmten Art bestimmt war, d.h. um die größtmögliche Anpassung zu ermöglichen. Warum aber sollten dann die vorderen Extremitäten eines Maulwurfs (Grabwerkzeug), einer Fledermaus (Flügel), eines Pferdes (Laufbein) und eines Wals (Flosse) im wesentlichen dieselbe Struktur haben, während die Flügel von Insekten, Vögeln und Fledermäusen, die alle derselben Funktion dienen, sehr verschiedene Strukturen aufweisen? Bei Zugrundelegung des theistischen Konzepts, daß jede Kreatur in allen ihren Einzelheiten spezifisch dafür entworfen worden sei, eine spezielle Nische in der Natur auszufüllen, oder aber das Resultat reiner Anpassung an ihre Umgebung sei, machte dies überhaupt keinen Sinn. Je mehr Kenntnisse die vergleichenden Anatomen und Paläontologen erwarben, um so weniger paßten die theistischen *ad hoc* Erklärungen der geplanten Anpassung mit den Tatsachen überein. Man versuchte, sich von dem Widerspruch zu befreien, indem man auf deistische Weise die Struktur Naturgesetzen zuschrieb, die Typen produzierten und für die Einheit des Typs verantwortlich waren. Wie sich herausstellte, bildete dieses aus der idealistischen Morphologie stammende Konzept der strukturellen Variation schließlich einen hervorragenden Ausgangspunkt für die Theorie der gemeinsamen Abstammung (siehe auch McPherson, 1972; Winsor, 1976b).

Die idealistische Morphologie lieferte ein Ordnungsprinzip. Dies befriedigte einerseits, hatte aber andererseits zwei große Schwächen: Da sich diese Morphologie nicht auf die Evolution gründete, bemühte sie sich wenig um die Unterscheidung zwischen strukturellen Ähnlichkeiten aufgrund gemeinsamer Abstammung (Homologien) und solchen aufgrund ähnlicher Funktion (Analogien), und ergab daher häufig höchst heterogene Gruppierungen. Wichtiger war jedoch, daß sie keinerlei erklärenden Wert besaß, also nicht in der Lage war, den Ursprung von Archetypen oder deren Verwandtschaft untereinander zu erklären. Die Befriedigung über die idealistische Morphologie war in erster Linie ästhetischer Art; dies ist der Grund dafür, daß sie während der romantischen Ära in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts eine derart starke Anziehungskraft besaß.

Cuvier

Das wichtigste Ereignis in der Geschichte der Morphologie war vielleicht die Gründung des Pariser Museums für Naturgeschichte durch Buffon. Während der darauffolgenden hundert Jahre war es das Weltzentrum für morphologische Forschung. Daubenton, der für den anatomischen Teil von Buffons *Histoire Naturelle* verantwortlich war, betonte die Einheit des Plans, beschränkte sich aber ansonsten weitgehend auf Beschreibungen. Ein völlig neuer Geist begegnet dem Leser in Vicq-d'Azyrs Arbeiten (1748–1794) (Russell, 1916). Er war der erste Anatom, der eine durchweg vergleichende Methode anwandte. Anders als Daubentons Studien, die sich auf die Erforschung der äußeren Mor-

phologie und der wichtigsten inneren Organe (Lungen, Magen und so weiter) beschränkten, galt Vicq-d'Azyrs Interesse nicht nur einigen wenigen ausgewählten, sondern allen anatomischen Systemen. Seine größte Leistung aber war vermutlich, daß er eine enge Verbindung zwischen Anatomie und Physiologie herstellte. Cuviers funktionaler Ansatz war eindeutig eine Folge von Vicq-d'Azyrs Einfluß.

Während alle hervorragenden Anatomen vor Georges Cuvier (1769–1832) von ihrer Ausbildung her Ärzte waren, war er in erster Linie Zoologe [18]. Das Gewicht, das er der Physiologie beimaß, war nicht durch ein Interesse an der menschlichen Physiologie motiviert, sondern entsprang vielmehr seiner Überzeugung, daß man die Struktur nur anhand des Studiums ihrer Beziehung zur Funktion verstehen könne. Die Beschreibung war für Cuvier notwendig, da sie das Rohmaterial für weitreichende Verallgemeinerungen liefert. Die zwei berühmtesten seiner allgemeinen morphologischen Prinzipien sind das *Prinzip der Korrelation von Teilen* und das *Prinzip des abgestuften Ranges der Merkmale*.

Das Prinzip der Korrelation von Teilen besagt: jedes Organ des Körpers steht im Zusammenhang mit jedem anderen Organ, und Harmonie und Wohlbefinden des Organismus ergeben sich aus ihrem Zusammenwirken. „In dieser gegenseitigen Abhängigkeit der Funktion und der Hilfe, die sie einander wechselseitig geben, sind die Gesetze begründet, die die Beziehungen der Organe untereinander bestimmen und die die gleiche Notwendigkeit wie metaphysische oder mathematische Gesetze besitzen, denn es liegt auf der Hand, daß die scheinbare Harmonie von sich wechselseitig beeinflussenden Organen eine notwendige Voraussetzung für die Existenz des Geschöpfes ist, dem sie gehören, und daß dieses Geschöpf nicht mehr weiter existieren könnte, wenn eine dieser Funktionen auf eine Art verändert würde, die mit den Abänderungen der anderen Funktionen unvereinbar ist“ (Coleman, 1964, S. 68). Mit Hilfe dieses Prinzips konnte Cuvier die Lücken zwischen verschiedenen Tiergruppen erklären, insbesondere zwischen seinen vier großen Hauptgruppen. Dazwischenliegende Organismen würden Organkombinationen besitzen, die nicht harmonisch wären, und wären daher nicht lebensfähig.

Wenn man dieses Prinzip praktisch anwandte, stellte Cuvier fest, so konnte man aus nur einem kleinen Teil eines Fossils (er dachte hauptsächlich an Säugetiere) den gesamten Organismus rekonstruieren. Er drückte dies so aus: „Beim Anblick eines einzelnen Knochens, eines einzelnen Knochenstücks erkenne und rekonstruiere ich den Teil des Ganzen, von dem er (oder es) entnommen wäre. Das gesamte Wesen, zu dem dieses Fragment gehört, steht mir vor dem geistigen Auge“ (Bourdier, 1969, S. 44). Obgleich dies gewiß eine fruchtbare heuristische Arbeitsregel ist, hat sie doch ihre Grenzen, und zwar ernstzunehmende Grenzen. Sie verführte Cuvier z. B. dazu, den Schädel eines Chalicotherium als den eines Pferdes und seinen Fuß (Klauen) als den eines Faultiers zu identifizieren, da er die Fossilienfamilie der Chalicotheria mit dieser ungewöhnlichen Merkmalskombination nicht kannte.

Cuviers außerordentlich hohe Meinung von der Vollkommenheit der Korrelation von Teilen war einer der Hauptgründe dafür, warum er sich keinerlei evolutiven Wandel vorstellen konnte. Tatsächlich befaßte er sich niemals mit dem Studium der Variation der Korrelation der Teile innerhalb einer Art oder innerhalb höherer Taxa; dann hätte er sofort gelernt, daß die Korrelation nicht annähernd so perfekt ist, wie er behauptet hatte.

Cuviers zweites großes Prinzip (obgleich in gewisser Weise nur eine Anwendung des ersten) ist der abgestufte Rang der Merkmale. Es ist im Grunde ein taxonomisches Prinzip, das es ihm gestattete, konkrete Regeln aufzustellen, anhand derer man die höheren

Tiertaxa erkennen und einordnen konnte (siehe Kapitel 4). Beide Prinzipien zusammen setzten ihn in die Lage, die Nichtexistenz einer allmählichen Stufenleiter der Lebewesen zu beweisen und sie stattdessen durch seine vier großen „embranchements“ (Stämme) zu ersetzen, zwischen denen keine besondere Verbindung besteht.

Bei Cuvier wurde Buffons Einheit des Plans zum Typusbegriff, der die Lehre in der Zoologie noch hundert Jahre nach Darwin beherrschte, wie aus jedem elementaren Lehrbuch dieser Zeit hervorgeht. Aus zwei Gründen war Cuviers Einfluß auf die Morphologie so stark und hielt so lange an: Erstens sprach sein nüchterner empirischer Ansatz, der von allen metaphysischen Spekulationen frei war, ein Zeitalter an, das den Überspanntheiten der Naturphilosophie den Rücken gekehrt hatte. Der zweite Grund war Cuviers biologischer Ansatz. Seine Morphologie war adaptiv, betonte die funktionale Bedeutung aller Strukturen im Verhältnis zur Lebensweise jedes Organismus. Es war, so kann man sagen, beinahe ein ökologischer Ansatz, gleichzeitig in passender Weise mit der Erkenntnis kombiniert, daß aller adaptiven Radiation durch die Einheit des Typus Grenzen gesetzt waren.

Einige wichtige Fragen umging Cuvier jedoch augenfällig. Die erste lautete: Wie weit reicht die Einheit des Typs? Bestehen nicht ebenso viele Unterschiede innerhalb einiger seiner Stämme (zum Beispiel unter den Radiata) wie zwischen ihnen? Weitaus lästiger war eine weitere Frage: Welches ist die Bedeutung dieser vier Typen und welches ihr Ursprung? Warum gibt es gerade vier Typen und nicht lieber zehn oder nur einen einzigen? Die Frage nach Ursprung und Bedeutung der großen morphologischen Typen beunruhigte die vergleichenden Anatomen noch Jahrzehnte lang. Natürlich war es Darwin, dem es gelang, die Fragen zu beantworten, die Cuvier seinen Nachfolgern hinterlassen hatte.

Geoffroy Saint-Hilaire

Die Interessen des anderen großen französischen Morphologen der Epoche, Etienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772–1844), entwickelten sich in ganz anderer Richtung. Daran änderte auch die Tatsache nichts, daß er nahezu vierzig Jahre lang Kollege und Freund Cuviers war [19]. Im Gegensatz zu Cuvier war er fast ausschließlich Morphologe, und sein Ideal war, wie aus seinem großen theoretischen Werk *Philosophie anatomique* (1818) hervorgeht, die Begründung einer reinen Morphologie. Er verhalf dem Vergleich und der Aufstellung von Homologien zu einer viel größeren Verfeinerung als seine Vorläufer. Der Mensch war nicht mehr der große Typus, mit dem man alles andere verglich. In der Tat wandte Geoffroy den systematischen Vergleich auf die gesamte Klasse der Wirbeltiere (von einem Ende bis zum anderen) an.

Zwei von ihm aufgestellte Prinzipien sind bis heute Leitlinien bei Entscheidungen über Homologien. Das eine ist das *Prinzip der Lagebeziehungen*. Wenn man sich hinsichtlich der Homologie von Strukturen in stark differierenden Organismen (etwa Fisch und Säugetier) im Zweifel befindet, „so ist das einzige allgemeine Prinzip, das man anwenden kann, durch die Position, die Verhältnisse und Abhängigkeiten der Teile gegeben, das heißt durch das, was ich mit dem Ausdruck Verbindungen bezeichne und in ihm einschließe“. Dieses Prinzip, so Geoffroy, ist in allen Fällen, in denen eine Struktur durch einen Wandel in der Funktion stark verändert ist, ein sicherer Maßstab, denn „ein Organ kann an Bedeutung verlieren, schwinden und verschwinden, aber nicht woanders

hingesetzt werden“. Zum Beispiel wird der Humerus (Oberarmknochen) immer zwischen dem Schultergelenk und den Unterarmknochen (Elle und Speiche) liegen. Das Prinzip der „Zusammensetzung“ ist ein Hilfsprinzip, das besagt, daß alle homologen Strukturen aus den gleichen Arten von Elementen bestehen, was bei einer Reihe von Elementen, sagen wir einmal individuellen Handknochen, die Identifikation spezifischer Komponenten erleichtert. Die gesamte moderne Methode der Homologisierung der ganzen Wirbeltierreihe oder bei allen Arthropoden basiert letztlich auf Geoffroys Methode. Sein Ansehen wäre noch strahlender, hätte er nicht gleichzeitig auch mehrere andere, recht phantastische Ideen vertreten.

Ohne Zweifel war Geoffroy stark von den Schriften Okens und anderer deutscher Naturphilosophen und idealistischen Morphologen beeinflusst. Dies veranlaßte ihn, im Gegensatz zu Cuvier, die Einheit des Plans auf alle Tiere, Wirbeltiere wie Wirbellose, auszudehnen. Er übernahm damit Goethes großes Ideal eines einzigen Prototypus für das gesamte Tierreich. Geoffroy und einige seiner jüngeren Freunde behaupteten, man könne die Anatomie eines Tintenfisches, eines Mollusken, mit der eines Wirbeltiers „homologisieren“ (wie wir heute sagen würden), indem man den Tintenfisch von oben nach unten und zum Teil von innen nach außen kehrt. Wie Geoffroy es ausdrückte: „Jedes Tier ist entweder außerhalb oder innerhalb seiner Wirbelsäule“. In einer öffentlichen Debatte, die am 15. Februar 1830 in Paris vor der Akademie der Wissenschaften stattfand, wurde diese Theorie von Cuvier vernichtend widerlegt. Geoffroy hatte nicht zwischen durch Verwandtschaft bedingten Ähnlichkeiten und solchen Ähnlichkeiten unterschieden, die aus ähnlichen Funktionen entstehen (Konvergenz). Cuvier faßte seine Demonstration in der Feststellung zusammen, daß „die Cephalopoden keine Zwischenglieder zwischen irgendetwas bilden. Sie sind nicht das Ergebnis der Evolution aus anderen Sorten von Tieren und sie haben nicht zu der Entwicklung irgendeiner Art ihnen überlegener Tiere geführt“. Dies bedeutete die vernichtende Niederlage von Geoffroys Behauptung, er könne die vier von Cuvier anerkannten Stämme des Tierreiches auf einen einzigen reduzieren [20].

Im Gegensatz zu Cuvier, der davon überzeugt war, daß die Funktion für die Struktur bestimmend sei, vertrat Geoffroy die Ansicht, es sei die Struktur, die die Funktion bestimme. Finden Veränderungen der Struktur statt, so führen sie laut Geoffroy zu Veränderungen der Funktion. „Tiere haben keine Gewohnheiten außer jenen, die sich aus der Struktur ihrer Organe ergeben; variiert die letztere, so verändern sich in derselben Weise alle ihre Motive, alle ihre Fähigkeiten und alle ihre Handlungen“ (Russell, 1916, S. 77). Als Resultat der Veränderung ihrer Hand ist die Fledermaus gezwungen, in der Luft zu leben. Seltsamerweise wurde die gründlich unbiologische Annahme, die Struktur gehe der Funktion voraus, von den Mutationisten nach 1900 wieder zum Leben erweckt; Cuénot, de Vries und Bateson behaupteten zwischen 1900 und 1910, die Organismen seien der Gnade ihrer Mutationen ausgeliefert, einige Mutationen aber „präadaptierten“ sie zu neuen Verhaltensweisen und adaptiven Umstellungen.

Geoffroys Schriften sind voller origineller Ideen. Von ihm stammt das „loi of balancement“, demzufolge die Menge des während der Entwicklung zur Verfügung stehenden Materials begrenzt ist, so daß bei jeder Vergrößerung einer Struktur eine andere kleiner werden muß, damit ein genaues Gleichgewicht bewahrt bleibt. „Die Atrophie eines Organs wird zum Vorteil eines anderen; und der Grund, warum dies nicht anders sein kann, ist einfach, nämlich deshalb, weil kein unbegrenzter Vorrat der für jeden speziellen Zweck erforderlichen Substanz besteht.“ Roux' „Kampf der Teile“ war ein späte-

res Wiedererwecken dieses Gedankens (der auch von Goethe im Jahre 1807 zum Ausdruck gebracht wurde) und wird heutzutage von Huxley und Rensch vertreten, wenn auch nunmehr im Sinne von Selektionsdrucken.

Richard Owen

Owen (1804–1892) war der letzte große idealistische Morphologe der prädarwinschen Epoche[21]. Sein Hauptwerk *On the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton* (1848) war ein Versuch, eine innerlich widerspruchsfreie Theorie der Morphologie aufzustellen. Es war ein eklektisches System, das Cuviers Teleologie, Geoffroys Prinzip der Lagebeziehungen, Okens Vorstellung der reihenmäßigen Wiederholung von Teilen und einige Aspekte von Lamarcks dualistischer Natur der Evolution (in statische Begriffe übersetzt) in sich vereinte. Owen trieb das Konzept des Archetypus bis zum Extrem, zum Beispiel war für ihn der ganze Wirbeltierarchetypus segmentiert, einschließlich des ganzen Schädels. In seinem Bestreben, die Homologie jedes einzelnen Knochens im Wirbeltierschädel zu bestimmen, schuf er eine ausführliche Nomenklatur dieser Knochen, von der ein großer Teil, lange nachdem Owens Theorien in Vergessenheit geraten sind, immer noch in Gebrauch ist.

Noch ein weiterer terminologischer Vorschlag Owens hatte einen bleibenden Effekt. Eine der größten Schwächen der Arbeiten der idealistischen Morphologen bestand darin, daß ihre Schlüsse sich weitgehend auf durch Vergleich entdeckten Ähnlichkeiten gründeten, man terminologisch jedoch keinen Unterschied machte zwischen durch Ähnlichkeit der Funktion bedingten Analogien und jenen anderen, die anderer und grundlegenderer Natur zu sein schienen und bereits Cuvier bekannt waren (Kapitel 7). Owen unterschied zwischen den beiden folgendermaßen: „Analogon. Ein Teil oder Organ in einem Tier, das dieselbe Funktion hat wie ein anderer Teil oder ein anderes Organ in einem anderen Tier“ und „Homologon. Dasselbe Organ in verschiedenen Tieren unter jeder Varietät von Form und Funktion“. Die Schwierigkeit lag natürlich darin, zu bestimmen, welches „dasselbe“ Organ war, und hier war Geoffroys Prinzip der Lagebeziehungen ganz besonders hilfreich.

Homologie und gemeinsame Abstammung

Die idealistischen Morphologen waren ratlos, wenn sie die Einheit des Plans erklären sollten, und insbesondere, wenn sie eine Erklärung dafür geben sollten, warum die Strukturen, gleichgültig, wie sie sich aufgrund funktionaler Erfordernisse veränderten, stets ihre Lagebeziehungen starr beibehielten. Wie Darwin sehr richtig sagte, „ist nichts hoffnungsloser als der Versuch, diese Ähnlichkeit der Struktur bei Angehörigen derselben Klasse durch die Nützlichkeitstheorie oder die Lehre von den Endursachen zu erklären“ (*Origin*, S. 435). Die wirkliche Erklärung, so Darwin, ist so einfach wie das Ei des Columbus. Alle Säugetiere, Vögel oder Insekten haben denselben morphologischen Typ gemeinsam, was eine außerordentliche anatomische Ähnlichkeit zur Folge hat, da sie alle von einem gemeinsamen Vorfahren abstammen, von dem sie ihr Strukturmuster erbt haben. Die natürliche Auslese ist beständig am Werk, die Komponenten dieses Musters so zu modifizieren, daß sie für die Funktion, die sie zu erfüllen haben, am besten geeignet sind; dies macht es jedoch nicht erforderlich, ihr Grundmuster zu zerstören.

An die Stelle des Archetypus der idealistischen Morphologie setzte Darwin also den gemeinsamen Vorfahren. Dies hatte die Neudefinition der Homologie seitens der Darwinisten zur Folge. „Attribute zweier Organismen sind homolog, wenn sie von einem entsprechenden Merkmal des gemeinsamen Vorfahren abgeleitet sind“. Darwin selbst brachte diese Definition niemals deutlich zum Ausdruck, sie ist aber in seinen Abhandlungen stillschweigend enthalten. Owen war in Ermangelung einer Erklärung für die Existenz von Homologien gezwungen gewesen, die Homologie im Sinne von Geoffroys Prinzip der Lagebeziehungen zu definieren. Es wäre absurd gewesen, diese unhandliche Definition in der Evolutionsbiologie beizubehalten; daher haben moderne Forscher (Simpson, Bock, Mayr) die Homologie im Sinne der Ableitung von dem gemeinsamen Vorfahren neu definiert. Um nachzuweisen, daß diese Definition in einem speziellen Fall zutrifft, müssen alle Arten von Beweisen benutzt werden, einschließlich des Beweises der Lagebeziehungen [22]. Ein wichtiger Aspekt der neuen evolutionären Definition von homolog ist, daß sie nicht nur auf strukturelle Elemente anwendbar ist, sondern auch auf alle anderen Merkmale, Verhaltensmerkmale eingeschlossen, die durch Vererbung von einem gemeinsamen Ahnen erworben werden können.

Darwins Behandlung der Morphologie in *Origin of Species* enthält einen Aspekt, der im Lichte der 1859 vorherrschenden Denkweise als sonderbar auffällt. Darwin betont wiederholt, die natürliche Auslese gäbe die Antwort auf alle aufgeführten morphologischen Fragen. Tatsächlich ist es jedoch die Theorie der gemeinsamen Abstammung mit Modifikation, die die Antworten liefert, wie sich alle Evolutionsmorphologen der darauffolgenden Epoche einig waren; dagegen warfen die beobachteten Phänomene keineswegs ein entscheidendes Licht auf die Natur der Kräfte, die für die Modifikation verantwortlich sind. Dies ist der Grund, warum die Morphologen in der postdarwinischen Zeit häufig morphologische Veränderungen eher mit Gebrauch und Nichtgebrauch oder direkten Umwelteinflüssen zusammen mit einer Vererbung erworbener Merkmale erklärten und nicht mit der natürlichen Auslese.

Angeichts des großen Gewichts, das Darwin auf die Bedeutung der Morphologie legt, ist man überrascht, wie wenig (S. 434–439) er in *Origin of Species* über den Gegenstand sagt. Zum Teil ist dies durch die Tatsache bedingt, daß er seine evolutionär-morphologischen Prinzipien implizite bereits in seiner Rankenfüßer-Monographie dargelegt hatte (Ghiselin, 1969, S. 103–130). Zum Teil erklärt es sich auch daraus, daß Darwin in seinem großen Manuskript (*Natural Selection*) zu diesem Thema noch nicht gekommen war, als er das Manuskript 1858 beiseitelegte, um *Origin of Species* zu schreiben. Daher konnte er bei der Arbeitsbelastung, die die Vorbereitung des Manuskriptes von *Origin of Species* mit sich brachte, nicht mehr tun, als die Fragen der Morphologie nur minimal zu umreißen. Es blieb seinen Nachfolgern, insbesondere Gegenbaur, Haekel und Huxley überlassen, die Lücke zu schließen.

Die Morphologie nach 1859

Nach Cuvier und Geoffroy verlor die Morphologie an Ansehen, insbesondere in Deutschland und Frankreich. Entweder galt sie lediglich als Handlanger der (medizinischen) Physiologie oder aber sie wurde als rein deskriptiv (ohne Experimente arbeitend) abgewertet oder im Gegenteil als übermäßig spekulativ abgetan, insbesondere wenn sie von den Naturphilosophen praktiziert wurde [23]. Zur Zeit der Veröffentlichung von

Darwins *Origin of Species* befand sich das Forschungsgebiet auf der Suche nach einer neuen Identität. Darwins Theorie der gemeinsamen Abstammung gab der morphologischen Forschung eine neue Bedeutung, vor allem in der Zoologie; das läßt die Tatsache erkennen, daß in den Jahrzehnten (man ist versucht zu sagen, in dem Jahrhundert) nach 1859 das Schwergewicht der Evolutionsbiologie fast ausschließlich auf der Phylogenese gelegen hat. Es ist höchst aufschlußreich, die erste Auflage von Gegenbaurs großem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie (veröffentlicht im Jahre 1859 kurz vor dem Erscheinen von *Origin of Species*) mit der elf Jahre später veröffentlichten zweiten Auflage zu vergleichen. Abgesehen davon, daß Ausdrücke wie „morphologischer Typus“ oder „Archetypus“ durch „gemeinsamen Vorfahren“ ersetzt wurden, findet man bemerkenswerte wenige Änderungen (Coleman, 1976).

Was Geoffroy und Owen begonnen hatten, die Suche nach der Homologie sogar des unbedeutendsten Elements der Anatomie, wurde mit ständig zunehmendem Enthusiasmus fortgesetzt und umfaßte schließlich alle Stämme des Tierreichs. Die führenden Zoologen seit Haeckel und Huxley dachten über nichts anderes so viel nach wie über Phylogenese und über die Rekonstruktion gemeinsamer Vorfahren. Tatsächlich war von 1859 bis etwa 1910 der größte Teil der Zoologie tatsächlich vergleichende Anatomie und Phylogenese. Diese intensive Aktivität hatte eine großartige deskriptive Kenntnis des Tierreichs zur Folge und führte zur Entdeckung vieler zuvor unbekannter Typen von Tieren, einschließlich neuer Klassen und sogar neuer Stämme. So deskriptiv ein großer Teil dieser Arbeit auch war, die Triumphe dieser Methodik sollten nicht unterschätzt werden. Was konnte faszinierender sein als die Ableitung der Säugetier-Mittelohrknochen von Kieferelementen der Reptilien, oder der Gliedmaßen der Vierfüßer von gepaarten Fischflossen der Rhipidistia, oder der Muskeln, die die Augäpfel bewegen, von segmentalen Muskeln, um einige interessante Homologien der Wirbeltiere zu nennen. Vielleicht sogar noch faszinierender und zum Teil immer noch umstritten sind Homologien unter den Wirbellosen, besonders die segmentalen Fortsätze (Extremitäten, Mundpartien und so weiter) der Arthropoden.

Soweit es die Theorie der phylogenetischen Morphologie betrifft, so spiegelte sich in einem großen Teil dieser vergleichenden Forschung immer noch ein prä-evolutionäres Denken wider. Die Argumente waren in sehr erheblichem Umfang immer noch die Argumente und Fragen von Geoffroy und Cuvier, lediglich in evolutionäre Ausdrücke übersetzt. Zum Beispiel bestand immer noch das Problem des abgestuften Ranges der Merkmale oder, wie man es jetzt nannte, des Gewichtens von Merkmalen. Zu der Phylogenie der Wirbellosen diskutierte man immer noch, „welches Merkmal Vorrang hatte“, Vorhandensein und Form des Cölom, worauf die britischen Zoologen lange beharrten, oder die Ontogenie des Mundes (Protostomia, Deuterostomia), die von der Wiener Schule vertreten wurde.

Im Verlauf dieser Kontroversen traten methodische Schwächen aller Art zutage und veranlaßten viele Zoologen, ihr Interesse von Problemen der letzten Ursachen ab- und Fragen der unmittelbaren Kausalität zuzuwenden. Eine Schule, die aus der Embryologie entstand, versuchte eine physiologische, wenn nicht sogar völlig mechanische Erklärung der Tiergestalt zu geben (His). Roux' Entwicklungsmechanik war der logische Gipfel dieses Trends. Eine andere Schule unterstrich die funktionalen Aspekte der Struktur; dieser Ansatz war besonders fruchtbar bei Strukturen, die mit Lokomotion zu tun haben (Böker, 1935; Gray, 1953; Alexander, 1968). Der berühmteste Vertreter der rein funktionalen Morphologie war d'Arcy Thompson (*On Growth and Form*, 1917). Vermutlich ist

es kein Zufall, daß in der langatmigen Einführung zu diesem Werk der Darwinismus (natürliche Auslese) abgelehnt wird. Was His, Roux und d'Arcy Thompson miteinander verband, war, daß sie nur die unmittelbare Kausalität der Form sahen und die evolutionäre Kausalität nicht nur nicht zur Kenntnis nahmen, sondern tatsächlich leugneten. Raup (1972, S.35) kritisiert sehr richtig: „Im Sinne der modernen Evolutionsbiologie ausgedrückt, behauptete Thompson, das genetische Gerüst eines sich entwickelnden Organismus ... sei [so] plastisch, daß es als Teil der auf der Artebene stattfindenden Adaptation an unmittelbare funktionale Probleme vollständig geändert werden könne.“ Natürlich wird in der jüngeren Literatur voll anerkannt, daß der Einbau von Wachstums-konstanten in das genetische Programm, die für die geometrisch interessanten Formen von Schlangen, Ammoniten, Foraminiferen verantwortlich sind, durch die natürliche Auslese bewirkt wird.

Die post-darwinschen Morphologen übersahen fast völlig, daß die Erklärung der Adaptation eins der Hauptanliegen der darwinschen Biologie war. Phylogenese, Homologie und die Rekonstruktion des gemeinsamen Vorfahren (der sich als Begriff sehr wenig von Owens Archetypus unterschied) waren die Bereiche, denen sie während der hundert Jahre nach 1859 ihr Interesse zuwandten. De facto kehrten Autoren wie Naef, Kälén, Lubosch und Zangerl praktisch zu den Prinzipien der idealistischen Morphologie zurück. Fast die einzige Ausnahme war Hans Böker (1935; 1937), der in einer großartigen, funktional-evolutionären Morphologie alle (wie man rückblickend feststellen kann) richtigen Fragen nach dem adaptiven Wert von Strukturen und ihren Veränderungen stellte, seine Interpretation aber leider auf die falsche Evolutionsphilosophie (Neo-Lamarckismus) gründete. Seine visionäre Studie hatte daher keinerlei Wirkung.

Erst in den fünfziger Jahren dieses Jahrhunderts setzte eine neue Bewegung ein, die sich selbst gelegentlich den Namen *Evolutionsmorphologie* gibt. Statt mit rückwärtsgerichtetem Blick den gemeinsamen Vorfahren zu suchen (eine für die klassische vergleichende Anatomie charakteristische Methode), setzen die Vertreter der neuen Schule bei dem Vorfahren an und fragen, welche evolutiven Prozesse für das Abweichen der Nachkommen verantwortlich gewesen waren. Warum und wie ließ der ancestrale Typus neue morphologische Typen entstehen? In welchem Ausmaß war eine Veränderung in der Nischenbesetzung oder sogar das Eindringen in eine völlig neue adaptive Zone für die anatomische Rekonstruktion verantwortlich? Welcher Natur waren die Selektionsdrücke? War das Verhalten der Schrittmacher der ökologischen Verschiebung? Welcher Natur war die Population, in der die entscheidende Umstellung stattfand? Dies ist die Art von Fragen, wie sie von dieser Schule gestellt werden. Bei diesem Ansatz wird all das als selbstverständlich vorausgesetzt, was die vorangehende Generation noch zu begründen hatte: phyletische Sequenzen, Homologien und die wahrscheinliche Struktur des gemeinsamen Vorfahren. Für diese Schule ist die Evolution nicht bloße Genealogie, sondern die Gesamtheit der Prozesse, die mit der evolutiven Veränderung zu tun haben. Der neue Ansatz ist eindeutig ein Grenzgebiet, denn er baute Brücken sowohl zur Ökologie als auch zur Verhaltensbiologie. Nach den neuen Fragen zu schließen, die durch diesen Ansatz angeschnitten worden sind, wird die Morphologie noch viele Jahre lang ein arbeitsreicher und erregender Wissenschaftszweig bleiben [24].

Die Lösung des vielleicht größten Problems der Morphologie erfordert einen Brückenschlag zur Genetik, einen Brückenschlag, der zur Zeit noch nicht möglich ist. Ich beziehe mich hier auf Ursprung und Bedeutung der großen anatomischen Typen, also das, was Buffon bereits unter der Bezeichnung „Einheit des Plans“ kannte. Innerhalb des

Bauplans der Säugetiere, zum Beispiel, entwickelten sich so auffällig unterschiedliche funktionale Typen wie Wale, Fledermäuse, Maulwürfe, Gibbons und Pferde, ohne daß der Bauplan der Säugetiere wesentlich abgeändert wurde. Warum ist der Typ der Chordatiere derart konservativ, daß in der Embryologie der Vierfüßer immer noch der Rückenstrang gebildet wird und in der der Säugetiere und Vögel immer noch Kiemenbögen entstehen? Warum sind die Relationen von Strukturen so hartnäckig, daß sie die Grundlage von Geoffroys Prinzip der Lagebeziehungen bilden können? Diese Frage wendet sich eindeutig an die Entwicklungsphysiologie und Genetik, und sie kommt in Bezeichnungen zum Ausdruck wie Zusammenhalt des Genotyps oder Homöostase des Entwicklungssystems – Bezeichnungen, die gegenwärtig lediglich unsere profunde Unkenntnis verbergen.

Ein neues Grenzgebiet wurde erschlossen, als sich die morphologischen Studien auch auf die Mikrostrukturen ausdehnten. Das Studium der Zellen ergab, daß sie (mit Ausnahme der Präsenz von Chloroplasten in den Zellen der grünen Pflanzen) bei Tieren und Pflanzen genau gleich gebaut sind, und lieferte damit den ersten überzeugenden Beweis für die Monophylie der Tier- und Pflanzenreiche. Gleichzeitig erkannte man aufgrund des Studiums der Zellen niederer Organismen, daß zwischen höheren Organismen (Eukaryonten), die gut ausgebildete Zellkerne und Mitose aufweisen, und niederen Organismen (Prokaryonten wie Blaualgen und Bakterien), denen Zellkerne und gut organisierte Chromosomen fehlen, eine scharfe Trennung besteht.

Als die Analyse noch einen Schritt weiter voranschritt und sich der Morphologie der Makromoleküle zuwandte, überschritt man noch eine weitere Grenze, und dies erlaubte eine endlose Reihe neuer Forschungen. Man ist heute in der Lage, für einige der besser untersuchten Makromoleküle (wie Zytochrom C) Stammbäume von den niedrigsten Eukaryoten bis zu den höchsten Tieren und Pflanzen zu konstruieren, die gelegentlich sogar die Prokaryonten einschließen. Es überrascht nicht, daß diese Studien ständig die Resultate der makromorphologischen Untersuchungen bestätigen; gelegentlich aber ist die Molekularphylogenie imstande, Licht auf zuvor im Dunkel liegende Verwandtschaftslinien zu werfen.

Die Embryologie als Beweis für Evolution und gemeinsame Abstammung

Das letzte Gebiet, aus dem Darwin Beweismaterial für die Evolution herbeitrug, war die Embryologie. Er (*Origin*, S. 442) zählt fünf Tatsachen in der Embryologie auf, die außerordentlich rätselhaft sind, solange man nicht die Theorie der Abstammung mit Modifikation zugrundelegt. Er maß nicht nur den „Haupttatsachen der Embryologie, die an Bedeutung alles in der Naturgeschichte übertreffen“, sondern auch seiner eigenen Auslegung dieser Tatsachen große Bedeutung bei. „Kaum ein anderer Punkt hat mir, als ich mit der *Entstehung der Arten* an der Arbeit war, so viel Befriedigung verschafft, wie die Erklärung der in vielen Klassen vorhandenen großen Verschiedenheiten zwischen dem Embryo und dem erwachsenen Tiere, und der großen Ähnlichkeit der Embryonen in einer und derselben Klasse. So viel ich mich erinnern kann, hatte in den ersten Besprechungen der *Entstehung der Arten* dieser Punkt keine Beachtung gefunden“ (*Auto.*, S. 125; dt. *LLD*, I, S. 79). In Briefen an Gray und Hooker beschwerte er sich ebenfalls, daß weder die Rezensenten seines Werkes noch seine Freunde seinen embryologischen Argumenten Aufmerksamkeit gezollt hätten, obgleich diese „bei weitem die stärkste einzelne Klasse von Tatsachen ist, die zu Gunsten [der Evolution] spricht“.

Die Embryologie gab Darwin eins seiner überzeugendsten Argumente gegen die auf dem Schöpfungsdogma beruhenden Beweisführungen an die Hand: Waren die Arten erschaffen worden, so sollte ihre Ontogenie auf dem direktesten Weg vom Ei zum Erwachsenenstadium führen. Doch entspricht dies nicht im geringsten dem, was man in der Wirklichkeit vorfindet; da stellt man vielmehr umgekehrt fest, daß die Entwicklung im allgemeinen ungewöhnliche Umwege macht. „Ich wüßte aber keinen Grund, warum z. B. nicht der Plan des Flügels der Fledermaus oder des Ruders des Tümmers in allen Teilen und in den richtigen Verhältnissen bereits im Embryo entworfen sein sollte, sobald nur irgendein Teil erkennbar wird“ (*Origin*, S. 442). Warum sollten die Embryonen der Landwirbeltiere ein Stadium durchmachen, in dem sie Kiemenbögen entwickeln? Warum sollten junge Wale Zähne ausbilden, und die höheren Wirbeltiere einen Rückenstrang haben? Dies sind nur einige wenige der unzähligen embryonalen Strukturen, die sich nur als Teil des phyletischen Erbes verstehen lassen.

Wie erklärte Darwin diese Umwege in der Entwicklung? Seine Auslegung gründete sich auf seine Vorstellungen vom Ursprung der Variation. Er war davon überzeugt, „daß das erwachsene Tier infolge der Veränderungen, die nicht in einem frühen Alter auftraten, sondern erst im entsprechenden Alter vererbt wurden, von seinem Embryo abweicht. Dieser Prozeß läßt den Embryo fast unberührt, häuft aber im erwachsenen Tier im Laufe zahlreicher Generationen immer mehr Unterschiede an“ (S. 338). Mit anderen Worten, Darwins Schlüsse gehen von der Annahme aus, die neuesten evolutiven Erwerbungen seien durch Variationen bedingt, die sehr spät in der Ontogenie eintraten. Folglich müßten Embryonen, die das ontogenetische Stadium noch nicht erreicht haben, in dem diese Variationen auftreten, einander ähnlicher sein als die erwachsenen Individuen verschiedener Tiergruppen, die aufgrund diverser Neuerwerbungen verschieden geworden sind. „Gemeinsamkeit des embryonalen Baus bedeutet deshalb gemeinsame Abstammung“ (S. 449). Je jünger die Embryonen, um so ähnlicher sollten sie einander sein, und durch Studium und Vergleich von Embryonen müßte man Hinweise auf gemeinsame Abstammung finden können. Auf diese Weise, so Darwin, fand man, daß die Rankenfüßer in die Klasse der Krebstiere gehören. Ein Studium der Embryologie vermittelt häufig hilfreiche Hinweise auf die Phylogenese. Beispielsweise haben „die beiden Hauptabteilungen der Cirripeden, die gestielten und die festsitzenden, die äußerlich stark voneinander abweichen, ... Larven, die sich auf allen Entwicklungsstufen überaus ähnlich sehen“ (S. 440).

Um seinem Argument, Ähnlichkeiten in der Ontogenie seien Hinweise auf gemeinsame Abstammung, Kraft zu verleihen, widerlegt Darwin, seiner Methode getreu, eine vorstellbare alternative Erklärung. Jemand könnte behaupten, die besonderen Merkmale und Ähnlichkeiten von Embryonen seien *ad hoc* Anpassungen für die Existenz im Larvenstadium. Dies ist in der Tat möglich, sagt Darwin, wenn die Larve „aktiv und an besondere Lebensbedingungen angepaßt ist“ (S. 439). Aber er fährt fort: „Wir können z. B. nicht annehmen, daß bei den Embryonen der Wirbeltiere der eigentümliche schleifenartige Verlauf der Arterien in der Nähe der Kiemenspalten des Halses mit der Ähnlichkeit der Lebensbedingungen zum Beispiel des jungen Säugetiers, das im Mutterleib ernährt wird, des Vogels, der dem Ei entschlüpft, und des Frosches, der sich im Laich unter Wasser entwickelt, zusammenhängt“ (S. 440).

Wenn Darwins Beschwerde gerechtfertigt ist, sein embryologisches Beweismaterial zugunsten der Evolution sei übersehen worden, so liegt der Grund dafür zum Teil darin, daß jedermanns Aufmerksamkeit durch eine bereits seit langem bestehende Kontrover-

se abgelenkt wurde. Deshalb ist es notwendig, einen Blick auf die Geschichte des embryologischen Denkens zu werfen [25]. Schon im klassischen Griechenland hatte man erkannt, daß es eine gewisse Parallele gab zwischen den aufeinanderfolgenden Stadien im wachsenden Embryo und der reihenmäßigen Anordnung der Organismen von den niedrigsten zu den höchsten, die später als *scala naturae* bezeichnet wurde. Aristoteles etwa teilte die Lebewesen ein in solche mit einer ernährenden Seele (Pflanzen), solche mit einer ernährenden und empfindsamen Seele (Tiere) und schließlich solche, die auch eine rationale Seele haben (Mensch). Während der Entwicklung des Embryos, so postulierte er, kommen diese drei Arten von Seelen nacheinander zur Wirkung. Diese vage Idee wurde gegen Ende des 18. Jahrhunderts viel konkreter formuliert, insbesondere von Bonnet, der dem Glauben an eine große Stufenleiter des Lebens zu höchsten Höhen verhalf.

Aus dem Studium dieses Parallelismus ergaben sich bestimmte Schlüsse über die Beziehung zwischen Ontogenie und der Aufeinanderfolge der Tiere, die von Meckel (1821, S. 396) folgendermaßen formuliert wurden:

„Die Entwicklung des einzelnen Organismus geschieht nach denselben Gesetzen als die der ganzen Thierreihe, d. h. das höhere Thier durchläuft in seiner Entwicklung dem Wesentlichen nach die unter ihm stehenden, bleibenden Stufen“.

Diese Entwicklungen erfolgten „in Folge des, der organischen Natur einwohnenden Strebens, durch niedrigere Bildungsstufen sich allmählich zu höhern zu erheben“.

Man versteht diese Ideen falsch, wenn man sich nicht darüber im klaren ist, daß in dieser Vorstellung des Parallelismus der ontogenetischen Stadien und der Stadien der Perfektion in der (statischen!) Stufenleiter der Lebewesen auch nicht die Spur eines Evolutionsgedankens enthalten war. Das Wort „Evolution“ hatte noch die alte Bedeutung des Entfaltens eines existierenden Potentials des Typus. Der französische Anatom Etienne Serrès, ein Schüler Geoffroys, trug ähnliche Gedanken vor. Er betrachtete „das ganze Tierreich . . . ideal gesehen als ein einziges Tier, das . . . hier und da seine eigene Entwicklung anhält und somit an jedem Unterbrechungspunkt, aufgrund eben des Stadiums, das es erreicht hat, die unterscheidenden Merkmale der Stämme, Klassen, Familien, Gattungen und Arten determiniert“ (1860, S. 833).

Alle Vertreter des Parallelismus zwischen Ontogenie und *scala naturae* waren Essentialisten. Für sie bestand die *scala naturae* aus einer Aufeinanderfolge von Typen, und sie glaubten, sie könnten dieselbe Sequenz von Typen auch in der Ontogenie entdecken. Endpunkt der Ontogenie war „das permanente Stadium“, der vorübergehende Haltepunkt von Serrès. Die Theorie eines Parallelismus zwischen den ontogenetischen Stadien und den Stadien der *scala naturae* wurde später als Meckel-Serrès'sches Gesetz bezeichnet. In den Tagen nach Darwin, als die Vorstellungen, auf denen es fußte (Stufenleiter, Essentialismus, Naturphilosophie) überholt waren, stellte man das Meckel-Serrès'sche Gesetz häufig falsch dar. Die abwegigste falsche Interpretation war die, bei der die Worte „permanentes Stadium“ durch das Wort „Erwachsener“ ersetzt wurden. Die Mehrheit der Vertreter dieses Gesetzes waren fähige Embryologen und wußten sehr wohl, daß kein Stadium in der Entwicklung eines Säugetier- oder Kükenembryos mit einem erwachsenen Reptil oder Fisch „identisch“ (diese Ausdrucksweise wurde von einem ihrer Gegner tatsächlich benutzt!) war. Da aber Säugetiere und Vögel keine Kiemenbögen haben und durch Lungen atmen, verkörperten die Kiemenbögen das Fischstadium der *scala naturae*. Soweit ich unterrichtet bin, hat kein Vertreter der Meckel-

Serrès'schen Schule jemals behauptet, die ontogenetischen Stadien repräsentierten die Erwachsenenstadien der niederen Typen. Ebenso wenig vertraten sie die Vorstellungen von Kausalität und Chronologie, die man in der Zeit nach Darwin mit dem Ausdruck „Rekapitulation“ assoziierte.

Man darf darüber hinaus nicht vergessen, daß in den zwanziger und dreißiger Jahren des 19. Jahrhunderts die große Kontroverse zwischen den Anhängern einer einzigen *scala naturae* (oder eines einzigen Typus für das ganze Tierreich) und den Cuvierianern mit ihrer These von vier völlig voneinander unabhängigen Hauptstämmen ihren Höhepunkt erreicht hatte. K. E. von Baer (1792–1876), der mehr oder weniger unabhängig zu ähnlichen Ansichten wie Cuvier gelangt war, vertrat nicht nur die These, jeder der Tierstämme besäße eine eigene Ontogenie, sondern verwarf auch die ganze Idee eines Parallelismus zwischen Ontogenie und Organisationsebene.

Er widmete einen wichtigen Teil (die fünfte Scholie) seiner berühmten Tierembryologie (1828) dieser Widerlegung. In dieser Scholie parodiert er Lamarcks Vorstellungen und lehnt die Evolution, gleich in welcher Form, ab; er verwirft jede Vorstellung einer Reihenfolge im Tierreich und behauptet, alle Tiere seien um eine gewisse Zahl von Archetypen herum angeordnet, die mit Cuviers vier Hauptstämmen zusammenfallen. Im einzelnen lehnt er die vorherrschende Vorstellung ab, daß der Embryo höherer Tiere die permanenten Formen der niedrigeren Tiere durchläuft. „Mithin verlaufen die Embryonen der Wirbelthiere in ihrer Entwicklung durch gar keine (bekannten) Thierformen“ (Scholium V, S. 220). Er wiederholt diesen Schluß für die Wirbeltiere: Die Embryonen der Wirbeltiere machen im Verlauf ihrer Entwicklung die permanenten Formen überhaupt gar keiner bekannten Tiere durch.

Anstelle der Ideen, die er verworfen hatte, schlug er seine eigenen Gesetze der individuellen Entwicklung vor:

„Das Gesetz der individuellen Entwicklung [besagt]

1. Daß das Gemeinsame einer größeren Tiergruppe sich früher im Embryo bildet als das Besondere. Hiermit stimmt es ganz überein, daß die Blasenform die allgemeine Urform ist.
2. Aus dem Allgemeinen der Formverhältnisse bildet sich das weniger Allgemeine und so fort, bis endlich das Speziellste auftritt.
3. Jeder Embryo einer bestimmten Tierform, anstatt die anderen bestimmten Formen zu durchlaufen, scheidet sich vielmehr von ihnen.
4. Im Grunde ist also nie der Embryo einer höheren Tierform einer anderen Tierform gleich, sondern nur seinem Embryo.“ (von Baer, Scholie V, S. 224).

Was in der Ontogenese tatsächlich geschieht, läßt sich nach Baer (I, S. 153) folgendermaßen zusammenfassen: „Allmählich findet ein Übergang von etwas Homogenem und Allgemeinem zu etwas Heterogenem und Besonderem statt“. Diese Feststellung regte Spencer zu seiner Theorie der Evolution an, doch soweit es die Ontogenese betrifft, ist sie natürlich irreführend. Warum sollten die fischähnlichen Kiemenbögen in der Ontogenese der Mammalier etwas „Homogenes und Allgemeines“ sein? Die gleiche Frage gilt auch für die Zähne des Walembryonen und andere Fälle der Rekapitulation. Von Baer hielt diese Charakteristika vermutlich für integrierende Bestandteile des Archetypus und daher für „allgemein“.

Als sich Darwin nach 1838 intensiv mit der Embryologie zu befassen begann, hatte er die Wahl zwischen der Parallelismustheorie der Naturphilosophen und von Baers Theo-

rie einer Differenzierung in direkter Linie. In seiner „Skizze“ aus dem Jahre 1842 scheint er von Baers Position nahegestanden zu haben, denn er stellte fest, daß in einem frühen ontogenetischen Stadium „kein Unterschied zwischen Fischen, Vögeln, usw. usw. und Säugetieren besteht ... es ist nicht wahr, daß man die Form einer niedrigeren Gruppe durchläuft.“ 1844 bestätigt er erneut, „daß das junge Säugetier zu keiner Zeit ein Fisch ist ... oder daß die embryonische Qualle zu keinem Zeitpunkt ein Polyp ist.“

In den vierziger und fünfziger Jahren erweiterte Agassiz durch eine progressionistische Interpretation des Fossilienmaterials das Meckel-Serrès'sche Gesetz zu einem dreifachen Parallelismus: Die Stadien des Embryo wiederholen nicht nur die Stufenleiter der Perfektion, die man bei existierenden Typen beobachtet, sondern auch die Fossiliensequenz: „Es mag daher als ein allgemeines Faktum angesehen werden, daß die Phasen der Entwicklung aller rezenten Tiere der Aufeinanderfolge ihrer ausgestorbenen Vertreter in vergangenen geologischen Zeitaltern entsprechen. In diesem Sinne können dann die ältesten Vertreter jeder Klasse als embryonische Typen ihrer betreffenden Ordnungen oder Familien unter den Lebenden angesehen werden“ (1857; 1962, S.114). Dieser Gedanke interessierte Darwin sehr, wie aus seinen Bemerkungen in *Origin of Species* (S.338) hervorgeht: „Agassiz besteht darauf, die alten Tiere glichen bis zu einem gewissen Grad den Embryonen neuerer Tierformen derselben Klasse, oder die geologische Aufeinanderfolge ausgestorbener Formen laufe fast parallel mit der embryonalen Entwicklung der lebenden. Ich muß Pictet und Huxley zustimmen, die meinen, daß die Wahrheit dieser Lehre alles andere als bewiesen ist. Doch ich erwarte durchaus, daß sie zu einem späteren Zeitpunkt bestätigt wird. ... Denn diese Lehre von Agassiz steht sehr gut im Einklang mit der Theorie der natürlichen Auslese.“ Inzwischen scheint sich Darwin, vielleicht auch durch seine Arbeit über die Rankenfüßer bedingt, erheblich der Doktrin von Meckel und Serrès angenähert zu haben. Aber wie gewöhnlich war er bei seinen Verallgemeinerungen sehr vorsichtig.

Das kann man von seinem überschwenglichen Nachfolger Ernst Haeckel, der die Meckel-Serrès'sche Aussage hinsichtlich des Parallelismus in ein Gesetz der Evolution umformte, keineswegs behaupten. Im Jahre 1866 veröffentlichte er sein *biogenetisches Gesetz* (Theorie der Rekapitulation): „Die Ontogenese ist die kurze und schnelle Rekapitulation der Phylogenese ... Das organische Individuum ... wiederholt während des raschen und kurzen Laufes seiner individuellen Entwicklung die wichtigsten von denjenigen Formveränderungen, welche seine Voreltern während des langsamen und langen Laufes ihrer paläontologischen Entwicklung nach den Gesetzen der Vererbung und Anpassung durchlaufen haben.“ Unabhängig von Haeckel kam Fritz Müller zu einem ähnlichen Ergebnis (1864): Die Ontogenie wiederholt die Phylogenese, denn die Phylogenese ist die Ursache der ontogenetischen Stadien! Eine Analyse der Ontogenese wird folglich vollen Aufschluß über die Phylogenese, d. h. über die gemeinsame Abstammung geben. Wenn dies wahr wäre, so wäre es ein wundervolles heuristisches Prinzip.

Mit Darwins stillschweigendem Segen (1872 a, S.498) und Haeckels Enthusiasmus war die Rekapitulationstheorie in den drei oder vier Jahrzehnten nach 1870 sehr populär und erfolgreich. In ihrer Folge erlebte die vergleichende Embryologie eine großartige Blütezeit, und sie war für viele spektakuläre Entdeckungen verantwortlich, etwa für die Entdeckung Kowalewskys, daß die Tunikaten Chordatiere sind [26] und daß die Verwandtschaft der Hauptstämme des Tierreiches anders ist als man zuvor gemeint hatte (Protostomia-Deuterostomia-Phylogenese). Die Embryologie wurde darüber hinaus zu einem unentbehrlichen Hilfsmittel für die Aufstellung von vorher unsicheren Homolo-

gien. Gegen Ende des Jahrhunderts führten verschiedene Übertreibungen, wie auch das zunehmende Interesse an der unmittelbaren Kausalität zu einer Ernüchterung und schließlich zur Ablehnung der Rekapitulation, insbesondere in ihrer extremen Form.

Kürzlich ist gefragt worden, wie es möglich war, daß die Rekapitulation in der Zeit Haeckels trotz von Baers überzeugender Argumente gegen das Meckel-Serrès'sche Gesetz so bedingungslos akzeptiert wurde. Hatte man von Baers Schriften nicht zur Kenntnis genommen? Das war gewiß nicht der Grund, denn von Baer wurde weithin zitiert (Ospovat, 1976). Abgesehen davon hatten seine Argumente in der Tat ein beträchtliches Gewicht, denn die meisten Autoren (einschließlich Darwins) lehnten die Behauptung ab, die Ontogenese sei die Rekapitulation der *erwachsenen Stadien* der Vorfahren. Die Mehrheit der Phylogenetiker übernahm eine abgeschwächte Version der Rekapitulation, die lediglich besagte, daß der Embryo während der Ontogenese eine Reihe von Stadien durchmacht, die denen der Ahnen entsprechen, was häufig richtig ist. Die Mehrheit der Argumente, mit denen von Baer die These widerlegte, die Embryonen durchliefen die Erwachsenenstadien der Vorfahren, waren auf die modifizierte Version nicht anwendbar. Der Unterschied zwischen den sich gegenüberstehenden Theorien war weitaus geringer als gewöhnlich behauptet wird.

Von Baers Gesetze setzten sich nicht in breiteren Kreisen durch, da

1. sie weitgehend deskriptiv waren und nicht zu brauchbaren Erklärungen führten, wohingegen die Rekapitulationstheorie wunderbar heuristisch war;
2. von Baers Versuch, den Parallelismus von Ontogenese und Reihenfolge der Tiere zu widerlegen, Teil einer umfassenderen Argumentation gegen den Evolutionismus war und somit nach 1859 als Bestandteil seines Antievolutionismus interpretiert wurde;
3. von Baer an eine teleologische, notwendige Progression von Niedrigerem zu Höherem und von Homogenem zu Heterogenem glaubte, und
4. die Behauptung, die Ontogenese verlaufe vom Einfachen zum Komplexeren, für die auffälligsten Fälle der Rekapitulation leicht widerlegt werden konnte. Abgesehen davon war von Baers Auslegung vom Geist der Naturphilosophie durchdrungen, und diese war 1866 bereits weitgehend unmodern geworden, obgleich sie immer noch von Serrès und einigen wenigen idealistischen Morphologen vertreten wurde.

Als Haeckels biogenetisches Gesetz seine Anziehungskraft verlor, gab es einige Versuche, zu von Baers Gesetzen zurückzukehren (z. B. de Beer 1940; 1951), aber es war klar, daß dies ebenfalls nicht die richtige Lösung war. Es war nicht zu vermeiden, daß man sowohl die Rekapitulation als auch von Baers Gesetze ablehnen mußte.

Wie erklärt der moderne Biologe das Vorhandensein von Kiemenbögen in der Ontogenie der Säugetiere? Wenn wir ehrlich sein wollen, so ist, solange die Physiologie und Biochemie der Entwicklungssysteme nicht besser verstanden sind, nur eine vorläufige Antwort möglich. Es ist zum Beispiel denkbar, daß das genetische Programm für die Entwicklung aus einer Reihe derart komplexer Wechselwirkungen besteht, daß es sich nur sehr langsam verändern kann. Dies läßt sich besonders überzeugend für die rudimentären Organe demonstrieren, etwa für die Überreste der hinteren Extremität der Wale, deren Vorfahren vor rund 55 Millionen Jahren zu einem Leben im Wasser zurückkehrten. Darwins These, daß die evolutiven Neuerwerbungen der bestehenden genetischen Struktur übergestülpt werden, wird zwar häufig angegriffen, ist aber im Kern richtig. Ist die genetische Basis einer Struktur erst einmal fest in den Genotyp eingebaut und zum Bestandteil seiner gesamten genetischen Kohäsion geworden, so besteht bei ihrem

Abbau die Gefahr, daß dabei das gesamte Entwicklungssystem zerstört wird. Es ist weniger kostspielig, das komplexe Regulationssystem der Säugetierembryogenese intakt beizubehalten, auch wenn es (als Nebenprodukt) unnötige Kiemenbögen produziert als es auseinanderzubrechen und unausgeglichene Genotypen hervorzubringen. Unser Verständnis der Regulierung der Entwicklung ist bei weitem zu unvollständig, als daß wir die Möglichkeit ausschließen könnten, späte evolutive Erwerbungen würden dem Genotypus in der Tat in lockererer Weise „hinzugefügt“ als die Merkmale, die er von den entfernteren Ahnen ererbt hat. Wir finden keine Rekapitulation ancestraler Typen vor, wohl aber entdecken wir in der Ontogenese tatsächlich gelegentlich die Rekapitulation einzelner ancestraler Merkmale und Entwicklungsbahnen. Wie sie zu identifizieren sind und wie ihre Entwicklungsphysiologie zu erklären ist – das sind Fragen, die gegenwärtig in der Diskussion sind.

Kapitel XIII von *Origin of Species* schließt Darwins Darstellung der Beweise zugunsten der Evolution durch gemeinsame Abstammung ab. Zwei Aspekte dieser Anordnung der Fakten und Argumente sind besonders bemerkenswert. Einmal die immer wiederholte nachdrückliche Feststellung, daß sich alle bekannten Fakten der Naturgeschichte völlig in Übereinstimmung mit der Evolution durch gemeinsame Abstammung befinden, daß viele von ihnen aber keineswegs mit dem Schöpfungsdogma in Einklang gebracht werden können. Der andere Aspekt ist: Darwins Theorie hatte sofort die Beilegung zahlreicher Diskussionen in allen Zweigen der Biologie zur Folge, die viele Generationen hindurch als hoffnungslos unlösbar erschienen waren. Diese Fähigkeit der Evolutionstheorie ist der Grund, warum die Biologen sie als die größte einigende Theorie in der Biologie bezeichnet haben. Die Bereiche, aus denen bereits Darwin die schlagendsten Beweise für die Evolution entnommen hatte – Paläontologie, Klassifikation, Biogeographie, Morphologie und Embryologie – haben bis in die moderne Zeit hinein weiterhin die überzeugendsten Beweise für die Evolution geliefert [27]. Fast die einzige Zutat aus jüngster Zeit, die allerdings tatsächlich von höchster Bedeutung ist, ist die Molekularbiologie.

11 Die Ursache der Evolution: natürliche Auslese

Im Sommer 1837 war Darwin bereits überzeugter Evolutionist. Es war ihm klar geworden, daß Arten veränderlich sind und daß sie sich auf natürlichem Wege vervielfältigen. Doch auf welche Weise diese Veränderungen vor sich gehen und welche Faktoren für die Transmutation verantwortlich sind, war für ihn zunächst ein völliges Rätsel. Zum Glück für die Historiker schrieb Darwin alle seine Überlegungen und Einfälle in kleinen Notizbüchern nieder, und die Wiederentdeckung dieser Notizbücher machte es möglich, die alles andere als geradlinigen Pfade von Darwins Theorienbildung zu rekonstruieren. Als Darwin seine Reise mit der *Beagle* machte, d.h. zu einer Zeit als er noch am Schöpfungsglauben festhielt, hatte er, wie Lyell, über die Entstehung neuer Arten nachgedacht und sich notwendigerweise ein saltationistisches Modell zu eigen gemacht (um etwa die Entstehung der zweiten Art des südamerikanischen Straußenvogels *Rhea* zu erklären). Bei diesen frühen Spekulationen hatte Darwin es mit Paaren sympatrischer Arten auf den Hochebenen Patagoniens zu tun, wo er weder Isolation erkennen, noch im Falle sukzessiver Arten leicht Lyells Erklärung anwenden konnte, eine neue Art fülle eine freie Nische aus. Ebenso wenig konnte er ein Anzeichen einer klimatischen Änderung vorfinden, so daß kein Grund für das Aussterben der früheren Art vorhanden war. Dennoch war eine Art ausgestorben: das Riesenlama, dessen Platz jetzt von dem Guanaco eingenommen wurde. Kohn (1980) und andere haben diese Phase in Darwins Denken ausgezeichnet beschrieben.

Im Juli 1837 begann Darwin das erste von vier Notizbüchern, die er selbst mit den Buchstaben B, C, D und E bezeichnete und *Notizbücher über Transmutation* (Darwin, 1960) nannte. Die in diesen Notizbüchern niedergelegten Gedanken spiegeln in großartiger Weise wider, auf welch gewundenen Pfaden Darwin etwa fünfzehn Monate später zu seiner Theorie der Evolution durch natürliche Auslese gelangte. Da diese Theorie, wie wir noch sehen werden, außerordentlich komplex ist, konnte Darwin sie nicht zu einem einzigen Zeitpunkt konzipieren, wenngleich er sich an ein bestimmtes Datum erinnert, an dem er eine wichtige Erleuchtung hatte. In seiner Autobiographie (1958, S. 120) drängt er die langsame und verwickelte Entstehungsgeschichte der Theorie in einen einzigen Augenblick zusammen, den er in einem denkwürdigen Absatz beschreibt:

„Im Oktober [tatsächlich am 28. September] 1838, also fünfzehn Monate, nachdem ich meine Untersuchungen systematisch angefangen hatte, las ich zufällig zur Unterhaltung Malthus, über Bevölkerung, und da ich hinreichend darauf vorbereitet war, den überall stattfindenden Kampf um die Existenz zu würdigen, namentlich durch lange fortgesetzte Beobachtung über die Lebensweisen von Tieren und Pflanzen,

kam mir sofort der Gedanke, daß unter solchen Umständen günstige Abänderungen erhalten zu werden neigen und ungünstige zerstört zu werden. Das Resultat hiervon würde die Bildung neuer Arten sein. Hier hatte ich denn nun endlich eine Theorie, mit welcher ich arbeiten konnte.“

Was genau geschah eigentlich am 28. September 1838? Aus Darwins Notizbüchern geht hervor, daß es nur ein einziger Satz in Malthus' Schrift war, der die geistige Lawine in Darwins Kopf in Bewegung setzte: „Man kann daher ruhig sagen, daß sich die Bevölkerung, wenn sie nicht gehindert wird, alle fünfundzwanzig Jahre verdoppelt oder in geometrischer Proportion zunimmt.“

Die ursächliche Kette der Theorie der natürlichen Auslese ist sehr logisch, wie weiter unten noch gezeigt werden wird. Darwin gelangte jedoch nicht auf leichte Weise zu ihr, vielmehr entwickelte er nacheinander eine Reihe alternativer Theorien, verwarf sie aber wieder. Doch behielt er aus diesen abgelehnten Theorien gültige Komponenten zurück und verwandte sie, als er schließlich die Theorie der natürlichen Auslese konstruierte. Selbst jene Theorie wurde nicht an einem einzigen Tag in allen ihren Elementen konzipiert. Schweber (1977) schreibt einen großen Teil der Veränderung in Darwins Denken der Tatsache zu, daß er zwei bis drei Monate vor der Malthus-Episode Brewster und Quetelet gelesen hatte. Kohn (1980) scheint ebenfalls der Ansicht zu sein, daß der überwiegende Teil der Theorie gegen Ende September 1838 fertig durchdacht war (allerdings unter anderen Einflüssen als denen, die Schweber annimmt). Hodge (1981) läßt es plausibel erscheinen, daß der entscheidende Umschwung in Darwins Vorstellungen im November 1838 stattfand, wohingegen Ospovat (1979) der Ansicht ist, Darwins Begriff der natürlichen Auslese und des Wesens der Anpassung sei 1838 noch recht wenig ausgereift gewesen und habe vieler Jahre weiteren Reifens bedurft, um die Form anzunehmen, in der er in *Origin of Species* auftritt, d. h. die Form, in der Darwin ihn der Welt vorstellte. In einem Punkt stimmen alle diese Autoren überein, nämlich darin, daß sich die Theorie langsam und Stück für Stück entwickelte. Tatsächlich ist Darwin sogar in seinen späteren Schriften häufig nicht ganz folgerichtig, wenn es sich um die Auslese handelt, und er trifft gelegentlich Feststellungen, die mit anderen, fast gleichzeitigen Aussagen unvereinbar sind.

Durch den Namen „Malthus“ angeregt, stellte eine sozial-historische Schule die These auf, es sei die Malthus'sche Sozialtheorie gewesen, die Darwin seine Theorie der Evolution durch natürliche Auslese eingegeben habe (siehe unten), eine Auslegung, gegen die sich die Biologehistoriker heftig zur Wehr gesetzt haben. Wie schon erwähnt, herrschen jedoch auch unter diesen wichtige Meinungsverschiedenheiten. Die Gründe dafür sind in der außerordentlichen Komplexität von Darwins erklärendem Paradigma zu suchen. In den exakten Naturwissenschaften stellte gewöhnlich ein einzelner Faktor (gleichgültig, ob Schwerkraft, Relativität, Entdeckung des Elektrons oder sonst ein beliebiger Faktor) die entscheidende Komponente einer neuen Theorie dar. Biologische Theorien dagegen, insbesondere solche auf dem Gebiet der Evolutionsbiologie, sind hochgradig komplex. Darwins Theorie der Evolution durch natürliche Auslese zum Beispiel besteht aus acht wichtigen Komponenten, von denen sich mehrere, wie wir sehen werden, noch weiter unterteilen lassen. Sogar noch wichtiger ist, daß das Entscheidende einer biologischen Theorie gewöhnlich die Interpretation der Wechselwirkung ihrer Komponenten ist. Um genau feststellen zu können, wie viel Darwin tatsächlich Malthus zu verdanken hat, müssen wir Darwins erklärendes Modell sorgfältig in seine Einzelteile

zerlegen. Welcher Natur sein Modell ist, läßt sich anhand der ersten fünf Kapitel seines Buches *Die Entstehung der Arten* konstruieren, deren Titel lauten: „Abänderung im Zustande der Domestikation“, „Abänderung im Naturzustande“, „Der Kampf ums Dasein“, „Natürliche Zuchtwahl“ und „Gesetze der Abänderung“.

Die Logik der Theorie der natürlichen Auslese

Darwins Theorie bestand aus drei Schlußfolgerungen, die auf fünf Fakten aufbauten, welche ihrerseits zum Teil aus der Populationsökologie und zum Teil aus Vererbungsphänomenen abgeleitet waren.

Tatsache 1. Alle Arten besitzen eine derart große potentielle Fruchtbarkeit, daß ihre Populationsgröße exponentiell (Darwin nannte es geometrisch) anwachsen würde, wenn sich alle Individuen, die geboren werden, wieder erfolgreich fortpflanzen würden.

Tatsache 2. Abgesehen von kleineren jährlichen und gelegentlichen größeren Schwankungen zeigen die Populationen normalerweise Stabilität.

Tatsache 3. Die natürlichen Ressourcen sind begrenzt. In einer stabilen Umgebung bleiben sie relativ konstant.

Schlußfolgerung 1. Da mehr Individuen erzeugt werden als aufgrund der verfügbaren Ressourcen überleben können, die Größe der Population aber stabil bleibt, bedeutet dies, daß unter den Individuen einer Population ein erbitterter Kampf ums Dasein stattfinden muß, aus dem ein Teil, häufig ein sehr kleiner Teil der Nachkommen jeder Generation als Überlebende hervorgeht.

Diese aus der Populationsökologie entnommenen Fakten führen, wenn man sie mit bestimmten genetischen Tatsachen kombiniert, zu wichtigen Schlußfolgerungen.

Tatsache 4. Niemals sind zwei Individuen genau gleich; jede Population weist vielmehr eine ungeheure Variabilität auf.

Tatsache 5. Ein großer Teil dieser Variation ist erblich.

Schlußfolgerung 2. Das Überleben im Kampf ums Dasein erfolgt nicht zufällig, sondern hängt zum großen Teil von der erblichen Konstitution der überlebenden Individuen ab. Dieses ungleiche Überleben ist ein natürlicher Ausleseprozeß.

Schlußfolgerung 3. Im Verlauf von Generationen führt dieser natürliche Auslesevorgang zu einer fortwährenden allmählichen Abänderung der Populationen, d.h. zu Evolution und zur Erzeugung neuer Arten.

Der Wissenschaftsgeschichtler muß an dieser Stelle die Frage stellen, welche dieser Fakten bei Darwin neu waren, und wenn keine neu waren, warum nicht andere Autoren vor ihm dieselben Schlüsse gezogen haben? Er muß außerdem fragen, in welcher Reihenfolge Darwin seine verschiedenen Einsichten erwarb, und warum sich Malthus' Hinweis auf das exponentielle Bevölkerungswachstum als derart entscheidend für das schließliche Zusammenstellen von Darwins logischem Gerüst erwies.

Bevor wir Darwins Theorie im einzelnen analysieren, müssen wir ein paar Worte über den Rahmen seiner Ansichten in der kritischen Zeitspanne von 1837 bis 1838 sagen. Alles, was er allgemein las, hatte ihn von der Bedeutung des allmählichen Charakters aller Veränderungen überzeugt. Plötzliche Ursprünge lehnte er entschieden ab. *Natura non facit saltus* (Die Natur macht keine Sprünge) war ebenso sein Motto, wie es das Lamarcks gewesen war. In diesem Punkt befand er sich auch in völligem Einklang mit Lyells Gegnerschaft zum Katastrophismus (siehe Kapitel 7).

Als zweites ist Darwins primäres Interesse an der organismischen Vielfalt im Gedächtnis zu behalten. Darwin hatte immer eine Theorie über alles, und lange, bevor er die Theorie der natürlichen Auslese konzipierte, hatte er eine Theorie über die Artbildung auf Inseln. Seine Artbildungstheorie besagte, daß sich eine Gruppe von Tieren, wenn sie vom Hauptteil der Artpopulation isoliert ist, unter dem Einfluß der neuen Bedingungen allmählich verändert, bis sie zu einer anderen Art geworden ist. Unter Bezugnahme auf seine frühere Theorie bemerkte Darwin, „meine Theorie, die von der Lamarcks sehr verschieden ist“ (B, S.214), womit er sein Verständnis von Lamarcks „Evolution durch Wollen“ meinte. In Wirklichkeit scheint seine Theorie den späteren neo-lamarckistischen Theorien über Veränderung aufgrund der lokalen Gegebenheiten sehr ähnlich gewesen zu sein (Ruse, 1975 a, S.341). Es war eine rein typologische Theorie: Die isolierte Artpopulation reagierte einheitlich und als Gesamtheit auf die neuen Bedingungen. Man mag es recht amüsant finden, daß Darwin später in seinem Leben, lange nachdem er diese Theorie aufgegeben hatte, Wagner (durchaus zu unrecht) beschuldigte, ähnliche Überzeugungen zu vertreten und betonte, „daß weder Isolation noch Zeit für sich allein irgendetwas zur Modifikation der Spezies tun könnten“ (LLD, II, S.335–336; dt. LLD, III, S.152). Man könnte viele Eintragungen aus Darwins Notizbüchern anführen (Ruse, 1975), um seine frühe Theorie zu illustrieren, ich möchte jedoch nur zwei Beispiele herausgreifen. „Dieser Ansicht zufolge sollten Tiere auf getrennten Inseln mit geringfügig verschiedenen Gegebenheiten verschieden werden, wenn sie lange genug getrennt bleiben“ (B, S.7). „Wie ich zuvor gesagt habe, *isolierte* Arten, insbesondere mit einigen Veränderungen, variieren wahrscheinlich rascher“ (B, S.17).

Die Jahre 1837 und 1838 waren fraglos die intellektuell aktivste Epoche in Darwins Leben. Er las eine ungeheure Menge, nicht nur Geologie und Biologie, sondern auch viel Philosophie und „Metaphysik“ [1]. In diesen Jahren bewegte sich Darwin auch merklich auf den Agnostizismus zu, begann sich sein Populationsdenken zu entwickeln und er glaubte immer weniger an eine indirekte Vererbung (Mayr, 1977 a). Einiges davon spiegelt sich unmittelbar in seinen Notizbüchern wider, anderes kann nur vermutet werden. Es war eine Zeit der drastischen Neuorientierung für Darwin und es ist keineswegs überraschend, daß viele Fakten und Vorstellungen, mit denen Darwin lange Zeit hindurch vertraut gewesen war, gegen Ende des Jahres 1838 eine völlig neue Bedeutung erhielten.

Die Hauptkomponenten der Theorie der natürlichen Auslese

Vermutlich gibt es in der Ideengeschichte kein originelleres, komplexeres und kühneres Konzept als Darwins mechanistische Erklärung der Anpassung. Mehrere Wissenschaftler haben die Schritte zu rekonstruieren versucht, über die Darwin schließlich zu seinem

Modell gelangte [2]. Sie versuchten, eine ganze Reihe von Fakten und Ideen vor einem neuen Hintergrund zu sehen. Statt dieser mehr oder weniger chronologischen Untersuchungsmethode zu folgen (zu der ich auf die genannte Literatur verweise), werde ich die Hauptkomponenten herausgreifen, aus denen sich Darwins Theorie zusammensetzt, und versuchen, ihre Geschichte vor Darwin sowie auch in Darwins Denken zu analysieren.

Fruchtbarkeit

Die üppige Fruchtbarkeit der lebenden Organismen war ein bevorzugtes Thema der Autoren, die über die Natur schrieben. Um nur Autoren zu erwähnen, mit denen Darwin gründlich vertraut war: Man findet die Fruchtbarkeit in den Schriften von Buffon, Erasmus Darwin, Paley, Humboldt und Lyell erörtert. Besonders beeindruckt war Darwin von der unglaublichen Fortpflanzungsrate der Protozoen, von der er in den Schriften von C. G. Ehrenberg gelesen hatte (Gruber, 1974, S. 162). Vielleicht sind hauptsächlich zwei Faktoren dafür verantwortlich gewesen, daß Darwin diese Information nicht schon zu einem früheren Zeitpunkt in das Gerüst seiner Evolutionstheorie einfügte. Einmal erkannte er anscheinend nicht, daß Lebewesen mit relativ wenigen Nachkommen – Vögel und Säugetiere – potentiell dieselbe exponentielle Wachstumsrate besitzen wie die Mikroorganismen. Zum andern ist hohe Fruchtbarkeit, wie wir unten sehen werden, innerhalb des Denkrahmens des Essentialismus in der Tat irrelevant. Wenn alle Individuen identisch sind, macht es keinen Unterschied, welcher Prozentsatz von ihnen vor ihrer Fortpflanzungsperiode vernichtet wird. Erst nachdem einige von Darwins anderen Ideen genügend ausgereift waren, wurde die Fruchtbarkeit in der Tat zu einer wichtigen Komponente dieser Theorie.

Die Fruchtbarkeit des Menschen war schon viele Generationen lang eine Sorge der Sozialdenker gewesen und Malthus beanspruchte keine Originalität in dieser Frage. Ja, er verweist sogar unmittelbar auf Benjamin Franklin als den Autor der Berechnungen, die ihm die Idee des geometrischen Wachstums eingegeben hatten. Buffon und Linnaeus (Limoges, 1970, S. 80) hatten lange vorher Berechnungen vorgelegt, die zeigten, wie schnell die Welt von einer einzigen Art angefüllt sein würde, wenn sie sich ungehindert fortpflanzte. Und Paley (1802, S. 540), einer von Darwins Lieblingsautoren, hatte bereits festgestellt, daß „die Fortpflanzung in geometrischer Progression fortschreitet ... während das Wachstum der Nahrungsmittel ... lediglich die Form einer arithmetischen Reihe annehmen kann“. Hatte Darwin vergessen, daß er dies schon einmal bei Paley gelesen hatte (der es seinerseits vermutlich aus der ersten Auflage von Malthus bezogen hatte)?

Der Kampf ums Dasein und das Gleichgewicht der Natur

In den zwei Generationen vor Darwin begann sich in der Vorstellung, die die Menschen von der Harmonie der Natur hatten, ein drastischer Wandel abzuzeichnen. Die Naturtheologen hatten ein Thema aufgegriffen, das bereits unter bestimmten griechischen Philosophen verbreitet gewesen war und demzufolge sich die Wechselwirkung zwischen Tieren und Pflanzen und ihrer Umwelt in einer prächtigen Harmonie vollzog. Alles war

so geordnet, daß es sich im Gleichgewicht mit allem anderen befand. Wenn eine Art etwas zu häufig wurde, dann würde etwas eintreten, das sie zu ihrem früheren Stand zurückbrachte. Die wohlgeordnete Interdependenz der verschiedenen Lebensformen war ein Beweis für die Weisheit und Güte des Schöpfers (Derham, 1713). Gewiß vernichten Räuber ihre Beute. Aber wenn Räuber einmal geschaffen sind, müssen sie leben. Die Beutetiere sind fürsorglich dafür eingerichtet, einen reproduktiven Überschuß und somit Unterhalt für die Räuber bereitzustellen. Der scheinbare Kampf ums Dasein ist lediglich eine Erscheinung an der Oberfläche und stört nirgendwo die zugrundeliegende Harmonie des Ganzen. Die Harmonie der Natur ist so groß, daß Arten sich weder verändern noch aussterben können, da sonst die Harmonie gestört würde; ebenso wenig brauchen sie vollkommener zu werden, da es keine höhere Ebene der Vervollkommnung gibt.

Der Begriff und sogar der Terminus „Kampf ums Dasein“ ist recht alt; wie Zirkle (1941) gezeigt hat, wurde schon im 17. und 18. Jahrhundert häufig auf ihn verwiesen. Doch wurde dieser Kampf von Linnaeus (Hofsten, 1958), Kant, Herder, Cuvier und anderen als eine im großen und ganzen recht sanfte Angelegenheit angesehen, die dazu diente, die notwendigen Korrekturen im Gleichgewicht der Natur vorzunehmen. Je mehr man von der Natur zu wissen begann, um so stärker gewann eine entgegengesetzte Ansicht, die die Unerbittlichkeit des Kampfes ums Dasein zu erkennen begann, an Überzeugungskraft und Beliebtheit. Andeutungen dieser neuen Ansicht finden sich in einigen Schriften Buffons und in ein paar Aussagen von Linnaeus, kamen in einigen Schriften des deutschen Historikers Herder zum Ausdruck und wurden stark von de Candolle hervorgehoben, von dem wiederum Lyell sie übernahm für ein recht langes Exposé über die Härte des Kampfes ums Dasein. In Lyells Schriften stieß Darwin zum ersten Mal auf den Begriff des Kampfes ums Dasein, nicht bei Malthus.

Mit Entdeckung des Fossilienmaterials wurde die Vorstellung der unwandelbaren Harmonie der geplanten Welt natürlich völlig unhaltbar, bewiesen diese Funde doch deutlich, wie viele Arten verschwunden waren; darüber hinaus ging aus den Studien der Geologen hervor, wie sehr sich die Welt im Verlauf der Zeitalter geändert hatte. Lamarck versuchte das Konzept des harmonischen Gleichgewichts der Natur dadurch zu retten, daß er das Aussterben leugnete und das Verschwinden von Typen mit der Evolution erklärte. Eine solche Auslegung bedeutete das Ende des Glaubens an eine statische Welt.

Die Anpassung, soweit eine solche Vorstellung existierte, konnte nicht mehr länger als ein statischer Zustand, als Produkt einer schöpferischen Vergangenheit, angesehen werden und wurde stattdessen zu einem fortgesetzten dynamischen Prozeß. Die Organismen sind zum Untergang verdammt, es sei denn, sie verändern sich ununterbrochen, um mit der sich ständig wandelnden physikalischen und biotischen Umwelt Schritt zu halten. Derartige Veränderungen sind überall zu finden, denn Klimata verändern sich, Konkurrenten dringen in das Areal ein, Räuber sterben aus, Nahrungsquellen ändern sich; in der Tat bleibt kaum ein Bestandteil der Umwelt konstant. Als man dies endlich erkannte, wurde die Anpassung zu einem wissenschaftlichen Problem. Nach 1837 wandte sich Darwins Interesse zunehmend von den Fragen der organischen Vielgestaltigkeit ab und Anpassungsfragen zu.

Darwin versuchte die Faktoren, die zum Kampf ums Dasein führen, eingehend zu analysieren. Der Kampf ist natürlich das Resultat seiner oben genannten Tatsachen 1, 2 und 3, d. h. der Grenzen, die die begrenzten Ressourcen dem potentiellen Bevölkerungswachstum setzen [3]. Daß es mehrere Faktoren gibt, die die menschlichen Bevölkerungen

gen stabilisieren, war seit dem 17. Jahrhundert und vielleicht sogar schon früher von verschiedenen Autoren betont worden. 1677 führte Matthew Hale fünf Hindernisse auf, die dem menschlichen Bevölkerungswachstum gesetzt sind: Epidemien, Hungersnöte, Kriege, Überschwemmungen und Feuersbrünste. Von Linnaeus (Gruber, 1974, S.163) stammt die folgende anschauliche Schilderung:

„Ich weiß nicht, durch welche Eingriffe der Natur oder welches Gesetz die Zahl der Menschen innerhalb gebührender Grenzen gehalten wird. Es ist jedoch wahr, daß die ansteckendsten Krankheiten gewöhnlich in stärkerem Maße in dicht bevölkerten Regionen wüten, und ich neige dazu anzunehmen, daß Kriege dort stattfinden, wo der größte Überschuß an Menschen besteht. Zumindest will es so scheinen, als nähmen dort, wo die Bevölkerung zu stark wächst, Eintracht und Lebensbedürfnisse ab und Neid und Böswilligkeit gegenüber den Nachbarn zu. Somit ist es ein Krieg aller gegen alle.“

Trotz Linneaus' lebendiger Beschreibung nimmt der Kampf ums Dasein jedoch selten die Form eines wirklichen Kampfes an. Gewöhnlich ist es lediglich Konkurrenz um nur begrenzt vorhandene Ressourcen. In den Tagen des Essentialismus wurde die Konkurrenz gewöhnlich als Konkurrenz zwischen Arten beschrieben, insbesondere wenn sie sich auf Tiere und Pflanzen bezog. Das entscheidende Ereignis, das sich in Darwins Geist abspielte, als er Malthus' Satz über die Fruchtbarkeit las, bestand darin, daß er endlich in vollem Maße begriff, wie wichtig die Konkurrenz zwischen *Individuen* derselben Art ist und wie *ganz und gar anders die Konsequenzen dieser Konkurrenz von denen der typologischen Konkurrenz unter den Arten sind* [4].

Sowohl die Wissenschaftsphilosophen (etwa Herschel und Whewell) als auch die Statistiker (Quetelet) legten zu Darwins Zeiten starkes Gewicht auf Quantifizierung. Mehrere Autoren (etwa Schweber, 1977) haben daher gemeint, Malthus' Aussage habe deshalb einen derart starken Eindruck auf Darwin gemacht, weil sie in quantitativer Form („geometrisches Verhältnis“) ausgedrückt gewesen sei. In der Tat ist es möglich, daß dies Malthus' Aussage für Darwin noch attraktiver machte, obgleich das „Gesetz der natürlichen Auslese“ nichts weniger ist als ein quantitatives oder ein voraussagendes Gesetz. Dies erklärt Herschels spätere Bezeichnung der natürlichen Auslese als „Gesetz des Drunter und Drüber“, womit ausgezeichnet illustriert wird, was jener Philosoph von qualitativen, nicht-deterministischen Verallgemeinerungen hielt.

Mehrere neuere Autoren haben gezeigt, wie in den Jahrzehnten vor 1838 ein allmählicher Wandel in zwei Vorstellungen eingetreten war, einmal in der Vorstellung vom Wesen des Kampfes ums Dasein (von milde zu unerbittlich) und zum anderen hinsichtlich der Handelnden im Zusammenhang mit der Konkurrenz (von Arten zu Individuen); eine gründliche schrittweise Analyse liegt jedoch noch nicht vor. In gewisser Weise wußte man bereits vor Darwin, daß innerartliche Konkurrenz bestand, doch gefährdete dies nicht ernsthaft die Vorstellung von der Ausgewogenheit der Natur. Gerade das aber geschah, als Darwin Malthus las: „Selbst die energische Sprache Decandolles übermittelt nicht den Kampf der Arten, wie er sich als Schlußfolgerung aus Malthus ergibt – die Zunahme von Kreaturen muß einzig und allein mit positiven Kontrollen verhindert werden, außer der Hunger setzt dem Geschlechtstrieb ein Ende“ (D, S.134). Darwin bemerkt sehr richtig, man habe bis dahin immer gedacht, die Tiere hätten so viele Nachkommen wie sie „brauchten“. Daß die Fortpflanzungsrate von den Lücken im Haushalt der Natur weitgehend unabhängig ist, war ein Gedanke, der mit der Vorstel-

lung der Naturtheologen vom Gleichgewicht der Natur unvereinbar war. Die teleologische Idee, daß die Angehörigen einer Art so viele Nachkommen haben, wie sie brauchen, wurde sehr langsam aufgegeben; David Lack mußte sie sogar noch in unseren Tagen bekämpfen.

Künstliche Zuchtwahl

In seiner Autobiographie wie auch in seiner Korrespondenz stellt Darwin wiederholt fest, er sei schon seit langem von der Bedeutung der künstlichen Zuchtwahl überzeugt gewesen, habe aber erst, nachdem er Malthus gelesen hatte, erkannt, wie diese Überzeugung auf die Evolution anzuwenden sei. Zum Beispiel schrieb er (in einem Brief an Wallace, 1858): „Anhand des Studiums der Züchtungsergebnisse bei Haustieren und Kulturpflanzen kam ich zu dem Schluß, daß die Selektion das Werkzeug des Abänderns ist; und dann, als ich Malthus las, erkannte ich sofort, wie dieses Prinzip anzuwenden sei.“ Diese Reihenfolge ist von Limoges und anderen Autoren der jüngeren Zeit in Frage gestellt worden, da Darwin, bevor er Malthus gelesen hatte, in seinen Notizbüchern offenbar niemals das Wort „Selektion“ benutzt hat (er sprach stattdessen von „picking“); abgesehen davon war diesen Autoren unverständlich, welchen Einfluß das Studium der Haustierzüchtung auf die Vorstellungen Darwins gehabt haben könnte. Nun haben Wood (1973) und Ruse (1975 a) aber gezeigt, daß Darwin in dem Jahr vor der Entstehung seiner Theorie viel Literatur über Tierzüchtung gelesen hatte und daß seine Unterstreichungen entscheidender Sätze in Schriften von Sebright und Wilkinson (gelesen im Frühjahr 1838) zeigen, wie klar Darwin die Prinzipien der künstlichen Zuchtwahl erkannte und für wie wichtig er sie hielt.

In diesem Zusammenhang ist es angebracht, sich daran zu erinnern, daß Darwins Studienfreunde in Cambridge, die in dem Ruf standen, nichts lieber zu tun als zu reiten und zu jagen, die Söhne von Gutsbesitzern waren und zweifellos ein beträchtliches Interesse an Landwirtschaft und Tierzüchtung hatten. Andernfalls könnte man sehr wohl die Frage stellen, wie Darwin in dieser frühen Phase dazu gekommen sein sollte, die Bedeutung der Tierzüchtung für seine wissenschaftlichen Interessen zu entdecken!

Darwin verdankte den Züchtern gute Ideen und schlechte. Die feste Überzeugung, die bloße Tatsache, daß man Tiere und Pflanzen den Bedingungen des Züchtens und Kultivierens aussetze, steigere deren Variabilität, war eine der schlechten Ideen. Glücklicherweise gewann Darwin von den Züchtern auch einige außerordentlich wertvolle Vorstellungen. Die wichtigste unter ihnen allen war natürlich die Betonung der Individualität jedes Exemplars einer Herde. Eher diese Einsicht als die Praxis der künstlichen Zuchtwahl gab Darwin die Schlüsselkomponente seiner Theorie der natürlichen Auslese in die Hand.

Viele Jahre nach der Malthusepisode behauptete Darwin wiederholt, er sei durch Analogie mit der künstlichen Auslese zu dem Begriff der natürlichen Auslese gekommen, doch bestätigen weder seine Notizbucheintragung vom 28. September 1838 noch andere Abschnitte seines Notizbuchs diese Erinnerung. Obgleich die Lektüre der Schriften über Tierzüchtung ihm zweifellos zu wichtigen Einsichten verhalf, deutet vieles darauf hin, daß er auf diese Analogie erst mehrere Monate später kam, als ihm einfiel, die künstliche Zuchtwahl stelle eine großartige experimentelle Bestätigung der natürlichen Zuchtwahl dar. Hodge (1981) ist der Ansicht, dies sei im November 1838 während eines Besuchs in Shropshire geschehen.

Darwins neues Modell der natürlichen Auslese war rein deduktiv, und er meinte, er müsse, um den Vorschriften der führenden Philosophen seiner Zeit (Comte, Herschel und Whewell) zu genügen, Beweise für die Gültigkeit seiner Theorie vorbringen, vorzugsweise experimentelle Beweise, wie dies in den exakten Wissenschaften üblich ist. Wie aber konnte man mit der Evolution experimentieren, wo der evolutive Wandel doch so langsam vor sich geht? An diesem Punkt erinnerte sich Darwin der Arbeit der Tierzüchter und kam zu dem Schluß, die künstliche Auslese sei das stark beschleunigte Analogon zur natürlichen Auslese. Sie lieferte den experimentellen Nachweis, den er so dringend brauchte. Später erst gewann die künstliche Auslese für ihn eine derartige Bedeutung, daß er dann meinte, sie habe ihm ursprünglich die Erleuchtung der natürlichen Auslese vermittelt; das jedoch scheint nicht der Fall zu sein.

Populationsdenken und die Rolle des Individuums

Die Erkenntnis der Einzigartigkeit jedes Individuums war vielleicht der umwälzendste Wandel in Darwins Denken im Jahre 1838. Diese Einzigartigkeit war natürlich Teil seiner tagtäglichen Erfahrung und war dies schon immer gewesen. Wer weiß nicht, daß es keine zwei Menschen gibt, die identisch sind, und ebensowenig zwei Hunde oder Pferde? Jeder Tierzüchter nimmt die Individualität jedes Tieres seiner Herde als selbstverständlich an. Das ist es ja gerade, was ihm die Möglichkeit gibt, durch die bewußte Auswahl bestimmter Individuen, die als männliche und weibliche Zuchttiere für die nächste Generation dienen sollen, die Eigenschaften seiner Herde zu ändern. Und doch ist diese Individualität, gerade weil es sich um etwas so allgemein Bekanntes handelt, von den Philosophen weitgehend übersehen worden. Nachdem Darwin erst einmal auf die Bedeutung der Einzigartigkeit der Individuen aufmerksam geworden war, bestätigte alles, was er in den nächsten zwanzig Jahren tat, diese neue Einsicht. Seine taxonomischen Studien an den Rankenfüßern waren besonders überzeugend. Die individuelle Variabilität bei diesen Tieren war so groß, daß er immer wieder in Zweifel geriet, ob zwei Exemplare Varianten einer einzigen Art waren oder zwei verschiedenen Arten angehörten. Darüber hinaus betraf diese Variabilität nicht nur die äußere Morphologie, sondern auch alle inneren Organe. Ob die zeitgenössische Betonung des politischen Individuums („die Rechte des Individuums“) oder bestimmte philosophische Schulen (Schweber, 1977) ebenfalls zu Darwins Denken beitrugen, ist unsicher und meiner Ansicht nach recht fraglich.

Die Entdeckung der Bedeutung des Individuums führte Darwin vom typologischen Denken zum Populationsdenken. Sie ließ ihn erkennen, daß der von Malthus so lebendig beschriebene Kampf ums Dasein (durch Konkurrenz) mit Individuen zu tun hatte und nicht mit Arten. Durch die Einführung des Populationsdenkens rief Darwin eine der tiefgreifendsten Umwälzungen im biologischen Denken hervor. Wie in Kapitel 2 erwähnt, ist es ein für die Biologie typisches Konzept, das dem Denken der Vertreter der exakten Wissenschaften fremd ist. Die Übernahme des Populationsdenkens hängt aufs engste mit einer Ablehnung des essentialistischen Denkens zusammen. Die Variation ist für den Essentialisten irrelevant und daher nicht von Interesse. Sich ändernde Merkmale sind in der Sprache des Essentialismus „bloße Akzidenzen“, da sie nicht die Essenz widerspiegeln. Es ist außerordentlich interessant, aus den Schriften von Darwins Kritikern (Hull, 1973) zu entnehmen, wie sehr Darwins Betonung der Variation als des wich-

tigten Wesenszuges des Lebens sie verstörte. Selbst unter den Philosophen von heute haben nur wenige diese Lektion gelernt. Toulmins kürzlich erschienener Band (1972) ist eine auffallende Ausnahme. Die Philosophen, die immer noch die Macht der natürlichen Auslese in Frage stellen, benutzen ausnahmslos auch heute noch essentialistische Argumente. Darwins eigene Umstellung auf das Populationsdenken ging unmerklich und langsam vor sich, in vielen seiner Erörterungen aus der Zeit nach 1838 ist seine Sprache immer noch typologisch.

Die Entstehung der Idee der natürlichen Auslese

Man frage einen Biologen, welcher Begriff am bezeichnendsten mit dem Namen Darwin verknüpft sei und er wird antworten: die natürliche Auslese. Dies war das große, neue Prinzip, das Darwin in die Biologie, ja in das gesamte Denken des Menschen eingeführt hat. Immer wieder ist behauptet worden, dieses Konzept stamme keineswegs von Darwin, es sei vielmehr schon seit den Tagen des antiken Griechenland häufig vorgeschlagen worden (siehe z. B. Zirkle, 1941). Um diesen Anspruch bestätigen oder widerlegen zu können, muß man deutlich zwischen zwei Prozessen unterscheiden, die in der Literatur beharrlich miteinander verwechselt werden. Den ersten nenne ich den Prozeß der *Ausmerzung* (Elimination). Dies ist die Vorstellung der Existenz einer konservativen Kraft in der Natur, die alle Abweichungen vom „Normalen“, d. h. alle jene Individuen, die nicht die Perfektion des Durchschnittstypus besitzen, ausmerzt. Eine solche Ausmerzung ist mit dem Essentialismus sehr gut vereinbar. Andererseits liegt auf der Hand, daß es für den Essentialisten keine Selektion geben kann, da die Essenz unveränderlich ist und alle Varianten, etwa das Auftreten von Monstrositäten und andere „Entartungen“ des Typus, bloße „Akzidenzen“ sind. Im 17. und 18. Jahrhundert bezeichnete man biologische Veränderungen gewöhnlich mit dem Ausdruck „Entartung“ (Degeneration). Erwies sich eine größere „Entartung“ als lebensfähig, so bildete sie einen neuen „Typus“. In der Tat wurde die ganze *scala naturae* ursprünglich als eine absteigende Leiter abnehmender Perfektion (Degradationen) dargestellt. Die meisten dieser Entartungen sind jedoch nicht lebensfähig: sie können nicht überleben oder sich fortpflanzen und werden ausgemerzt, wodurch die Reinheit des Typus wiederhergestellt wird. In der Tat findet beständig eine Ausmerzung eindeutig minderwertiger oder völlig untauglicher Individuen statt und ist Teil der natürlichen Auslese. Sie wird in der modernen Evolutionsbiologie als „stabilisierende Selektion“ bezeichnet (Schmalhausen, 1949; Waddington, 1957; Dobzhansky, 1970).

In seiner historischen Studie führte Zirkle (1941) zahlreiche Fälle der „natürlichen Auslese vor *Origin of Species*“ auf, als ersten nannte er Empedokles. In praktisch allen älteren, von ihm angeführten Fällen wird lediglich der Vorgang der Ausmerzung beschrieben. Dazu gehören beispielsweise Lucretius, Diderot, Rousseau, Maupertuis und Hume. Im Falle Prichards, Spencers und Naudins wird die Verbesserung „lamarckschen“ Kräften (wie Gebrauch und Nichtgebrauch, Ausübung von Fähigkeiten oder Einfluß der Umgebung) zugeschrieben, während die Ausmerzung beständig die minderwertigen Typen beseitigt.

Eiseley (1959) trat energisch für die These ein, die Theorie der Evolution durch natürliche Auslese sei bereits 1835 von Edward Blyth aufgestellt worden. Darwin habe diesen Aufsatz sicherlich gelesen und sich höchst wahrscheinlich stark von ihm inspirieren

lassen, ohne dies jemals in seinen Schriften zu erwähnen. Aufgrund der späteren Entdeckung von Darwins Notizbüchern ist es möglich, Eiseleys Behauptungen zurückzuweisen. Wichtiger ist, daß Blyths Theorie eindeutig eine Ausmerzungstheorie war und keine Theorie der Auslese. Sein Hauptanliegen war die Erhaltung der Vollkommenheit des Typus. Blyth dachte entschieden wie ein Naturtheologe, für den alles Auftreten von Variation „zu den auffälligen Vorkommnissen des Schöpfungsplans gehört, die eindeutig und zwangsläufig die Existenz einer allwissenden großen ersten Ursache beweisen.“ Alles beweist die Zweckmäßigkeit und das vollkommene Gleichgewicht der Natur (Schwartz, 1974). Es ist durchaus wahrscheinlich, daß Darwin Blyths Aufsatz gelesen hatte, doch hatte er ihm keine weitere Aufmerksamkeit geschenkt, da dieser seinem Geiste nach antievolutionär war und sich in seiner allgemeinen These nicht von den Schriften anderer Naturtheologen unterschied. In späteren Jahren wurde Blyth zu einem von Darwin hochgeschätzten Briefpartner.

Zwei wichtige Gründe waren dafür verantwortlich, daß der Begriff der natürlichen Auslese dem abendländischen Geist vor dem 19. Jahrhundert fremd war. Der eine war die alles beherrschende Bedeutung des Essentialismus, die jeden Gedanken an eine allmähliche Verbesserung unmöglich machte. Das einzige, was im Rahmen des Essentialismus möglich war, war ein plötzliches Entstehen neuer Typen und die Ausmerzung der minderwertigen Typen. Bei den Erörterungen von Anpassungen in den Schriften der Naturforscher werden immer nur Arten miteinander verglichen, niemals Individuen. Der zweite Grund war die gleichfalls generelle Annahme einer allgemeinen Teleologie, derzufolge der Bauplan des Schöpfers automatisch Vollkommenheit erzeugte. Es wäre mangelnde Gottesfurcht, wenn nicht sogar Ketzerei gewesen, nach irgendeinem Mechanismus zur Verbesserung dieser Perfektion zu suchen. Im Rahmen der Naturtheologie gab es einfach keine Gelegenheit zu einer Verbesserung durch natürliche Auslese.

Der Vorgang der natürlichen Auslese, so wie er von Darwin konzipiert wurde, ist von dem Ausmerzungsprozeß der Essentialisten grundlegend verschieden. Das Konzept eines statischen Typus wird durch den Begriff einer höchst variablen Population ersetzt. Fortwährend werden neue Variationen erzeugt, von denen einige dem bestehenden Durchschnitt überlegen, andere unterlegen sind. Da man diese Art von Variation in jeder menschlichen Bevölkerung findet, ist es schwer zu verstehen, warum das Populationsdenken vor Darwin so selten war und warum es nach Darwin so lange brauchte, um sich allgemein durchzusetzen. Vor 1800 war das Populationsdenken tatsächlich nicht existent. Selbst ein derart energischer Gegner des Essentialismus wie Lamarck dachte lediglich im Sinne identischer Individuen, nicht im Sinne variabler Populationen, die sich aus einzigartig verschiedenen Individuen zusammensetzen. Die natürliche Auslese hätte für Lamarck ebenso wenig Sinn ergeben wie für den strengsten Essentialisten.

Sogar heutzutage gibt es noch viele Autoren, die den Populationscharakter der natürlichen Auslese nicht verstehen. Es ist ein statistisches Konzept. Der Besitz eines überlegenen Genotypus ist keine Gewähr für Überleben und üppige Fortpflanzung, er gewährt lediglich eine höhere Wahrscheinlichkeit. Doch treten so viele Unfälle, Katastrophen und andere stochastische Störungen auf, daß der Fortpflanzungserfolg nicht automatisch ist. Die natürliche Auslese ist nicht deterministisch und ermöglicht daher keine hundertprozentige Vorhersage. Dies ist von Scriven (1959) in sehr scharfsinniger Weise dargelegt worden, bereitet aber Philosophen, die in einer essentialistischen Tradition ausgebildet worden sind, immer noch Schwierigkeiten. Andererseits erlaubt die Evolutionstheorie zahlreiche probabilistische Vorhersagen (Williams, 1973 a).

Wie es gewöhnlich seine Strategie war, zeigte Darwin mit einer Reihe von Argumenten, daß die Auslegung der Essentialisten und Naturtheologen nicht richtig war. In allen Arten ist Raum für Verbesserungen. Er dokumentierte dies (*Origin*, S. 82) durch den Erfolg, den so viele eingeführte Arten gegenüber den endemischen Faunen und Floren haben. Wären die einheimischen Lebewesen vollkommen gewesen, so wären sie nicht so leicht unterlegen. „So genügen oft schon geringe Abänderungen im Bau oder in der Lebensweise, um einer Art Vorteile über andere zu sichern.“

Die natürliche Auslese wäre selbstverständlich hilflos, wenn keine reiche innerartliche Variation erzeugt würde: „Kommen keine nützlichen Variationen vor, so kann die natürliche Zuchtwahl nicht wirken“ (*Origin*, S. 82). Großes Gewicht legt Darwin auf das Auftreten nützlicher Variationen. Da unter den Haustieren Variationen vorkommen, die für den Menschen brauchbar sind, stellt er die Frage: „Können wir es ... für unwahrscheinlich halten, daß ... andere irgendwie für ein Wesen im großen, verwickelten Kampf ums Dasein nützliche Veränderungen eintreten? Geschieht dies aber, können wir dann daran zweifeln, daß Individuen, die auch nur den geringsten Vorteil vor anderen besitzen, mit größter Wahrscheinlichkeit diese anderen überleben und ihresgleichen hervorbringen können, zumal viel mehr Individuen erzeugt werden als fortbestehen können?“ (S. 80–81). So gelangt er zu folgender Definition: „Diese Erhaltung vorteilhafter individueller Unterschiede und Veränderung und diese Vernichtung nachteiliger nenne ich natürliche Zuchtwahl“ (S. 81). Die Variation und ihre Vererbung gehören in das Gebiet der Genetik, Darwins Annahmen und Theorien werden in Kapitel 16 eingehend zu analysieren sein.

Interessant ist: Für Darwin waren für die Auslese die biotischen Faktoren – also die Wechselwirkungen unter konkurrierenden Arten und ihre relative Häufigkeit – wichtiger als die physikalische Umwelt. Darin folgte er Lyell. Entsprechend „können wir schließen, daß unabhängig vom Klimawechsel auch jede Änderung des Zahlenverhältnisses der Bewohner viele der [anderen Arten] höchst nachhaltig beeinflussen wird“ (S. 81). Darwin erkannte ebenfalls in aller Klarheit einen Faktor, der von vielen späteren Autoren vergessen worden ist: Gegenstand der Auslese ist nicht nur der erwachsene Phänotypus. „Die natürliche Auslese wird in die Lage versetzt werden, auf organische Wesen in einem beliebigen Alter einzuwirken und sie zu verändern, indem sie Variationen anhäuft, die für dieses Alter nützlich sind, und sie in einem entsprechenden Alter vererben läßt“ (S. 86). „Bei geselligen Tieren paßt sie die Struktur des Individuums den Zwecken der Gesamtheit an“ (S. 87).

Darwins Dankesschuld an Malthus

Seitens der Sozialhistoriker ist von Zeit zu Zeit die These vorgebracht worden, die Theorie der Evolution durch natürliche Auslese sei durch die in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts in England herrschende gesellschaftliche und wirtschaftliche Situation inspiriert worden. Diese These geht von der Annahme aus, die natürliche Auslese sei das Resultat des Kampfes ums Dasein, was Darwin, so wurde behauptet, von Malthus gelernt hätte. Allgemeiner ausgedrückt hieß es, Darwins Theorie sei ein Produkt der industriellen Revolution mit ihrer erbitterten Konkurrenz, mit Elend, Armut und Kampf ums Überleben; oder anders: ein Produkt der Substituierung des Feudalismus (der Monarchie) durch die Demokratie. Sind diese Behauptungen stichhaltig? Young und andere

haben mit allem Nachdruck die These zu beweisen versucht, der Darwinismus sei das Produkt des Malthusianismus [5]. Doch machen sich einige dieser Autoren nicht einmal die Mühe, den Darwinismus in seine verschiedenen Komponenten zu zerlegen, obgleich sie sich alle darin einig sind, der Begriff der natürlichen Auslese sei „aus einem Interesse an Rassen-, National- und Klassenkriegen und -konflikten entstanden“ und „Darwins Prinzipien [seien] die Anwendung der Begriffe der Gesellschaftswissenschaft auf die Biologie“ (Harris, 1968, S. 129). Leider haben sich alle Vertreter dieser These auf solch globale, allgemeine Aussagen beschränkt. Dagegen sind sich alle ernsthaften Darwinforscher, die die Wurzeln von Darwins Theorie sorgfältig analysiert haben (in jüngster Zeit Herbert, Limoges, Gruber, Hodge, Kohn, Mayr) darin einig, daß Malthus' Einfluß auf Darwin außerordentlich begrenzt („ein Satz“) und hochgradig spezifisch war. Was Darwin und Wallace von Malthus übernahmen, war die „Bevölkerungsarithmetik“, nicht aber seine politische Ökonomie. Für die marxistischen Behauptungen, „Darwin und Wallace haben das kapitalistische laissez-faire-Ethos von der Gesellschaft auf die gesamte Natur ausgeweitet, um aus der von den neuen Industriekapitänen verkündeten Utopie des Fortschritts durch uneingeschränkten Kampf eine Weltanschauung zu machen“, gibt es nicht den geringsten Beweis (Hodge, 1974). Gewiß lebte Darwin nicht in einem Elfenbeinturm, er muß gesehen haben, was in England um ihn herum vorging, er las alle Literatur von Belang (Schweber, 1977; Manier, 1978), und dies mag dazu beigetragen haben, daß er gewisse Gedanken leichter übernahm. Doch wenn die Theorie der natürlichen Auslese die logische und notwendige Konsequenz des Zeitgeistes der industriellen Revolution gewesen wäre, so hätte sie von Darwins Zeitgenossen weithin und begeistert übernommen werden müssen. Tatsächlich aber trifft genau das Gegenteil zu. Darwins Theorie wurde fast allgemein abgelehnt, was darauf hindeutet, daß sie keineswegs den Zeitgeist widerspiegelte.

Wie meine Analyse der acht Komponenten von Darwins Theorie gezeigt hat, stammt keine von ihnen von Malthus, und Darwin hatte sie alle in den Werken gefunden, die er früher gelesen hatte, die meisten davon wiederholte Male. Der Kampf ums Dasein war ein Thema, das von den Griechen der Antike bis hin zu Hobbes, Herder, de Candolle und Lyell ständig erörtert wurde, wenn auch niemand sein Härte so sehr betonte wie Malthus. Die verschiedenen Grenzen, die der Übervölkerung gesetzt sind, wurden in der Literatur weithin erörtert. Individualität (Populationsdenken) war ein Begriff, der Malthus ganz und gar fremd war, und ohne ihn ist die Auslese undenkbar. Warum hatte dann aber die Lektüre von Malthus' Bemerkung über das potentielle geometrische Bevölkerungswachstum eine derartige Wirkung auf Darwin? Die Antwort lautet: Darwin las sie zu einem Zeitpunkt, als einige seiner anderen Gedanken bis zu dem Punkt herangereift waren, an dem die hohe Fruchtbarkeit eine neue Bedeutung angenommen hatte.

In Darwins Notizbüchern finden wir nunmehr den sicheren Beweis dafür, daß in dem halben Jahr vor dem September 1838 ein erheblicher Umschwung in seinem Denken eingetreten war. Unter dem Einfluß der Schriften der Tierzüchter begann seine Bekehrung vom Essentialismus zum Populationsdenken. In seinen früheren Notizen wandte Darwin Variation, Konkurrenz und Ausmerzung in durchaus typologischer Weise auf Arten oder beginnende Arten an (beispielsweise auf die Varietäten von Spottedroseln). Die Abhandlungen der Züchter ließen ihn zum ersten Mal die ungeheure Bedeutung der individuellen Variation erkennen. In seinem dritten Notizbuch, nur ein paar Seiten (D, S. 132) vor seiner berühmten Bemerkung über Malthus (D, S. 135) betont er, die individuelle Variation mache „jedes Individuum zu einer Urzeugung“. Dies ist der

Punkt, an dem Darwin plötzlich erkannte, daß sich Konkurrenz nicht nur unter den Arten, sondern in der Tat unter den Individuen abspielt, und daß eben gerade die individuelle Variation die natürliche Auslese möglich macht.

Der ironische Aspekt von Darwins „Dankesschuld gegenüber Malthus“ ist: Er benutzt seine neue Einsicht, um zu Folgerungen zu gelangen, die denen von Malthus diametral entgegengesetzt sind. Malthus' Hauptargument zielte darauf ab, die Behauptungen Condorcets und Godwins zu widerlegen, daß der Mensch unbegrenzt vervollkommnungsfähig sei. Durch Hinzufügen des Populationsdenkens gelangte Darwin genau zu der entgegengesetzten Folgerung. Noch ironischer ist, daß sich Malthus der Erfolge der Züchter aufgrund der künstlichen Zuchtwahl durchaus bewußt war: „Man sagt mir, es sei ein Leitsatz der Viehzüchter, daß jeder Grad eines Zuchtideals zu erreichen ist, und sie gründen diese Regel auf eine andere, nämlich die, daß einige der Nachkommen die erwünschten Eigenschaften der Eltern in größerem Ausmaß besitzen werden“ (1798, S.163). Doch trifft Malthus diese Feststellung lediglich, um sie zu widerlegen, wenigstens so weit es die unbegrenzte Vervollkommnungsfähigkeit betrifft. Es war für ihn ebenso undenkbar wie für Lyell, daß die dem Typus gesetzten Grenzen überschritten werden könnten. Für beide sind alle Individuen in essentialistischer Weise gleich. Es liegt somit auf der Hand – um dies noch einmal zu wiederholen –, daß die Rolle, die Malthus spielte, sehr stark der eines Kristalls ähnelte, den man in eine bis unter den Gefrierpunkt abgekühlte Flüssigkeit wirft. Hätte Darwin zu diesem Zeitpunkt Franklins Pamphlet oder irgendeine der naturgeschichtlichen Schriften gelesen, in denen übermäßige Fruchtbarkeit und deren Folgen betont werden, so hätte ihn dies sehr wahrscheinlich genauso elektrisiert wie der Satz in Malthus' Buch. Es war eindeutig einer der Fälle, in denen der „vorbereitete Geist“ etwas bemerkte, das er nicht bemerkt hätte, als er noch nicht vorbereitet war.

Einige Soziologen haben auch eine Dankesschuld Darwins gegenüber Spencer konstruiert. Für diesen Anspruch gibt es keinerlei Grundlage. Darwins Evolutionstheorien waren im wesentlichen abgeschlossen, als Spencer (1852) zum ersten Mal an Evolution dachte. Außerdem waren Spencers Gedanken, die auf finalistischen Prinzipien und Lamarckscher Vererbung beruhten, mit der Darwinschen Evolution ganz und gar unvereinbar. Freeman kommt sehr richtig zu dem Ergebnis (1974, S.213): „Die Theorien von Darwin und Spencer waren in ihren Ursprüngen nicht verwandt, in ihren logischen Strukturen deutlich grundverschieden und differierten entschieden hinsichtlich des Grades, bis zu dem sie von dem vermuteten Mechanismus der lamarckschen Vererbung abhängig waren und den ‚Fortschritt‘ als ‚unvermeidlich‘ anerkannten.“ Die irrige Vorstellung, Spencers und Darwins Evolutionismus seien dasselbe, hat sich als ein großes Hindernis sowohl für die Anthropologie als auch für die Soziologie erwiesen.

A. R. Wallace und die natürliche Auslese

Der enorme Widerstand, mit dem Darwins Theorie in den darauffolgenden achtzig Jahren zu kämpfen hatte, beweist überzeugend, wie schwierig es ist, ihre acht Komponenten richtig zusammenzubringen. Es ist nicht so wie bei vielen Entdeckungen in den exakten Wissenschaften, wo häufig dieselbe Entdeckung gleichzeitig von mehreren gemacht wird, weil sie alle nach einem fehlenden Stück in einem Puzzle suchten (Merton, 1961). Man hätte annehmen dürfen, es sei außerordentlich unwahrscheinlich, daß noch jemand, ohne Kenntnis von Darwins Arbeiten zu haben, dieselbe Theorie der Evolution

durch natürliche Auslese vorlegen würde, war diese Theorie doch so neuartig, stand sie doch in solchem Gegensatz zu allem, was jemals zuvor gedacht worden war, daß es nahezu weiterer hundert Jahre bedurfte, bevor sie sich allgemein durchsetzte. Daß noch jemand unter den relativ wenigen Menschen, die über Evolution nachdachten, im wesentlichen dieselbe Theorie zur gleichen Zeit entwickeln würde, war unerwartet, und doch trat es ein [16].

Wenn man liest, wie Darwin im Juni 1858 Wallaces Aufsatz erhielt (siehe Kapitel 9), so kommen einem eine Reihe von Fragen in den Sinn. Hatte Darwin recht, als er Lyell schrieb: „Ich habe niemals ein auffallenderes Zusammentreffen gesehen; wenn Wallace meine handschriftliche Skizze vom Jahre 1842 hätte, hätte er keinen besseren Auszug machen können! Selbst seine Ausdrücke stehen jetzt als Überschriften über meinen Kapiteln.“ War Wallaces Theorie tatsächlich so sehr identisch mit der Darwins? Gelangte er über dieselben Schritte zu ihr wie Darwin oder durch einen Konvergenzprozeß?

Wir müssen uns ins Gedächtnis rufen, daß Wallace seit etwa 1845 von der Evolution überzeugt war und daß er 1855 sein Beweismaterial über Artbildung veröffentlicht hatte. Seitdem hatte er nach den Faktoren gesucht, die für den evolutiven Wandel verantwortlich sind. Hier muß noch einmal der wichtige Einfluß von Lyells *Principles of Geology* hervorgehoben werden. Wallace hatte Lyells hervorragende Beweisführung gegen die Veränderung von Arten mit der gleichen Sorgfalt gelesen wie Darwin. Ein großer Teil der Ähnlichkeit der Argumente von Darwin und Wallace ist deutlich durch die Tatsache bedingt, daß beide Männer die spezifischen von Lyell angeführten Punkte zu widerlegen suchten. Dadurch, daß Lyells antievolutionistische Einwände sehr konkret waren, hatte er den Boden für spezifische Gegenargumente vorbereitet (McKinney, 1972, S. 54–57).

Zwar gingen diese Fragen Wallace beständig durch den Kopf, doch machten seine Vorstellungen von 1855 bis zu einem denkwürdigen Tag im Februar 1858 offenbar wenig Fortschritte. „Zu jener Zeit litt ich unter einem recht schweren Anfall von Wechselfieber [Malaria] auf der Molukkeninsel Ternate und eines Tages, als ich mit Schüttelfrost auf meinem Bett lag, eingehüllt in Decken, obgleich das Thermometer 88° F anzeigte, stellte sich mir wieder das Problem [wie die Transformation von Arten vor sich geht] und etwas brachte mich dazu, an die ‚positiven Hindernisse‘ zu denken, die Malthus in seinem *Prinzipien der Bevölkerung* beschrieben hatte, einem Werk, das ich vor mehreren Jahren gelesen hatte und das einen tiefen und bleibenden Eindruck in meinem Geist hinterlassen hatte“ (Wallace, 1891, S. 20).

Wie auch in Darwins Fall war die Erleuchtung plötzlich und durch das Nachdenken über Malthus' *Prinzipien der Bevölkerung* ausgelöst worden: Ein sorgfältiges Studium von Wallaces Aufsatz „Über die Tendenz der Varietäten, unbegrenzt von dem Originaltypus abzuweichen“ zeigt jedoch, daß die Parallele nicht vollständig ist.

Wallace stellte seine These mit außerordentlicher Klarheit auf: „Es [gibt] ein allgemeines Prinzip in der Natur ..., das bewirkt, daß viele Varietäten die elterliche Art überleben und zur Entstehung aufeinanderfolgender Abweichungen führen, die sich weiter und weiter von dem Originaltypus entfernen“ (1858, S. 54; dt. Darwin-Wallace, S. 25). Die Sprache, in der diese Beobachtung dargestellt wird, ist durchaus typologisch, doch Wallaces Schlußfolgerung widerspricht eindeutig Lyells Behauptung, daß „Varietäten strengen Grenzen unterworfen sind und nicht noch weiter von dem ursprünglichen Typ abzuweichen vermögen.“

Der wichtigste Aspekt der Analyse von Wallace ist, daß er sich sorgsam aus der Gefahrenzone der morphologischen Kontroverse über Arten und Varietäten heraushielt

und seine Schlußfolgerung stattdessen auf ein rein ökologisches Argument gründete. Er kam zu dem Ergebnis, daß die Populationsgröße einer Art keineswegs durch die Fruchtbarkeit bestimmt wird, sondern vielmehr durch die natürlichen Hindernisse für das potentielle Populationswachstum. Eine gewaltige Menge von Tieren muß jedes Jahr sterben, um die Zahl konstant zu halten, und „so müssen die, welche sterben, die schwächsten sein – die sehr jungen, die alten und die kranken –, während die, deren Dasein länger dauert, nur die an Gesundheit und Kraft vollkommensten sein können. Es sind die, die am besten befähigt sind, sich regelmäßig Nahrung zu verschaffen und ihren zahlreichen Feinden zu entgehen. Es ist, wie wir eingangs vermerkten, ein Kampf ums Dasein“, in dem die schwächsten und am wenigsten vollkommen organisierten stets unterliegen müssen.“ (S. 56–57; dt. S. 28).

In diesen ersten Seiten von Wallaces Abhandlung liegt das Gewicht auf der Regulierung der Populationsgröße, der stabilisierenden Auslese (Ausmerzung) und der Konkurrenz unter den Arten. Er ist nunmehr „in der Lage . . . , zu einer Betrachtung der Varietäten fortzuschreiten, auf die die vorhergehenden Bemerkungen eine direkte und sehr wichtige Anwendung haben.“ In der danach folgenden Erörterung wendet Wallace den Ausdruck „Varietät“ auf variierende Individuen an, d. h. auf Individuen innerhalb einer Population, die nicht dieselben Eigenschaften haben. Wenn eine Art eine überlegene Varietät produziert, „so muß jene Varietät unvermeidlich mit der Zeit eine zahlenmäßige Überlegenheit erlangen“ (S. 58; dt. S. 29).

Seltsamerweise hat Wallaces Darlegung dieselben Schwächen wie die Darwins. Sie enthält immer noch reichlich viel typologisches Denken, insbesondere in bezug auf die Natur der Varietäten; darüber hinaus akzeptiert auch Wallace wie Darwin immer noch die Wirksamkeit von Gebrauch und Nichtgebrauch, was zu jener Zeit der allgemeinen Überzeugung entsprach. Wie Darwin, weist auch Wallace „die Lamarckschen Hypothesen“ in einer Formulierung zurück, die darauf schließen läßt, daß er sie unmittelbar von Lyell übernommen hatte. Stattdessen erklärt er die kurzen, einziehbaren Krallen der Katzentiere und den verlängerten Hals der Giraffe in streng selektionistischem Sinne. Ja, Wallace betont nachdrücklich, der Erwerb neuer Anpassungen stehe völlig im Einklang mit der Interpretation, daß sie das Ergebnis der Selektion seien. Er beendet seinen Aufsatz mit folgenden Worten:

Wir glauben nun gezeigt zu haben, daß in der Natur eine Tendenz zu dem andauernden Fortschreiten bestimmter Klassen von *Varietäten* weiter und weiter von ihrem ursprünglichen Typ weg existiert – ein Fortschreiten, dem irgendwelche bestimmte Grenzen zu ziehen kein Grund vorhanden zu sein scheint. . . . Dieses Fortschreiten kann, so glaube ich, durch kleine Schritte, nach verschiedenen Richtungen hin, aber immer durch notwendige Bedingungen gehemmt und balanciert, denen unterworfen allein das Leben erhalten werden kann, so verfolgt werden, daß es mit allen Erscheinungen, die organisierte Wesen darbieten, übereinstimmt, mit ihrem Aussterben und ihrer Aufeinanderfolge in vergangenen Jahrhunderten und mit all den außergewöhnlichen Modifikationen der Form, des Instinktes und der Lebensweise, die sie aufweisen. (S. 62; dt. S. 34/35)

Versuchen wir nun, Wallaces Beweiskette ausführlicher mit der Darwins zu vergleichen [7]. Beide gingen sie vom Artproblem aus oder, wie Wallace selbst es in einer rückblickenden Darstellung 1908 ausdrückte, vom Gedanken „der möglichen Ursachen der

Artenumwandlung“. Dennoch war Wallaces Analyse in gewisser Hinsicht eher eine Studie der Bevölkerungsökologie als der Artbildung (er war vermutlich der Ansicht, er habe die Artbildung 1855 angemessen abgehandelt). Durchaus im Gegensatz zu Darwin, stellt er eine direkte Verbindung zwischen der Evolutionsfrage und dem Menschen her. Wallace, der acht Jahre lang unter Eingeborenen gelebt hatte, hätte seit langer Zeit darüber nachgegrübelt, welches die Hindernisse waren, die dafür sorgten, daß „alle unzivilisierten Bevölkerungen nahezu gleich blieben“. „Es sind diese Hemmungen [die von Malthus aufgeführt werden] – Krankheit, Hungernot, Unfälle, Krieg etc. – die die Bevölkerungszahl niedrig halten, und ich erkannte plötzlich, daß diese Hemmungen auf die Tiere sogar eine noch viel größere Wirkung haben würden, und da die niedrigeren Tiere alle dazu neigten, sich viel rascher zu vermehren als die Menschen, während ihre Populationen im Durchschnitt konstant blieben, blitzte in mir plötzlich der Gedanke auf, daß die am besten Angepaßten überleben würden“ (Wallace, 1903, S. 78).

Wie auch bei Darwin war die entscheidende Komponente der Theorie die Erkenntnis der Individualität. Genau fünfzig Jahre später (im Jahre 1908) stellt Wallace dies folgendermaßen dar: „Dann blitzte in mir, wie es bei Darwin 20 Jahre vorher der Fall gewesen war, die Gewißheit auf, daß die, welche Jahr für Jahr diese schreckliche Vernichtung überlebten, im Ganzen diejenigen sein müßten, die eine kleine Überlegenheit besaßen, die sie befähigte, jeder besonderen Todesform, der die große Mehrheit unterlag, zu entgehen, daß, mit der wohlbekannten Formulierung, der Geeignetste überleben würde. Ich sah dann sogleich, daß die immer vorhandene Variabilität aller Lebewesen das Material verschaffen würde.“

Wie erwähnt, bestehen feine Unterschiede zwischen den Auslegungen von Wallace und Darwin. Wallace hatte sich offensichtlich weit mehr von der allgemeinen malthusischen These beeindrucken lassen und insbesondere von den enormen jährlichen Verlusten, denen es zu verdanken ist, daß die Populationen auf dem gleichen Stand bleiben, den „positiven Hemmungen“. Offenkundig hatte das Populationsdenken bei den beiden Begründern der natürlichen Auslese verschiedene Wurzeln. Bei Darwin war es die Tierzucht und die taxonomische Tätigkeit, bei Wallace das Studium menschlicher Bevölkerungen und die taxonomische Arbeit. Wallace hielt nicht sehr viel von dem Wert des Studiums von Haustiervarietäten, seiner Ansicht nach konnte man aus der Beobachtung von Haustieren keine „Schlüsse auf Varietäten im Naturzustand“ ziehen. Aus diesem und anderen Gründen benutzte er in seinem Aufsatz nicht den Terminus „Selektion“, und war über diesen Ausdruck allem Anschein nach niemals sehr glücklich.

Trotz dieser feineren Unterschiede im Ansatz stimmte Wallace im Endergebnis hundertprozentig mit Darwin überein: unbegrenzte Variabilität in Populationen, die drastischer regulierender Dezimierung ausgesetzt sind, muß zu evolutivem Wandel führen. Soweit es die natürliche Auslese betrifft, wich Wallaces Denken jedoch mit der Zeit von dem Darwins ab. Zum Beispiel gab Wallace etwa um 1867 die These von Gebrauch und Nichtgebrauch auf und war in den achtziger Jahren einer der ersten, die sich enthusiastisch Weismanns Ablehnung jeglicher Vererbung erworbener Eigenschaften anschlossen. Wallace glaubte nicht an eine getrennte Kategorie der geschlechtlichen Auslese und am allerwenigsten an eine „female choice“ (Kapitel 12). Er war auch davon überzeugt, daß die Mechanismen der Fortpflanzungsisolation ausschließlich das Resultat der Auslese seien. Doch wenn es darum ging, diese konsequente Selektionstheorie auch auf den Menschen anzuwenden, distanzierte er sich, da er es für unmöglich hielt, daß allein die natürliche Auslese den Urmenschen mit einem derart großen Gehirn wie auch mit seiner

Fähigkeit zur Moral ausgestattet haben könnte. Hierfür mußte irgendeine höhere Macht verantwortlich gewesen sein (Wallace, 1870).

Wallace kehrte erst 1862, d. h. vier Jahre nachdem sein Aufsatz in der Linnean Society vorgelesen worden war, aus Ostindien zurück. Er war niemals eifersüchtig auf Darwin, ja, er war immer ein großer Bewunderer Darwins, obgleich ihre Ansichten über die Antworten auf einige Fragen in späteren Jahren auseinandergingen. Wallace wurde selbst später berühmt, insbesondere durch seine Schriften *Malay Archipelago* und *Geographical Distribution of Animals* (1876); die letztere war während der darauffolgenden achtzig Jahre das klassische Werk der Zoogeographie.

Vorläufer der natürlichen Auslese

Wenn es darum geht, eine neue Theorie zu bekämpfen, so werden am häufigsten zwei Angriffsmethoden angewandt. Die erste ist die Behauptung, die neue Theorie sei falsch, die zweite der Anspruch, sie sei nicht neu. Der zweiten Tradition getreu wurde nach der Veröffentlichung von *Origin of Species* ein Anspruch nach dem anderen auf Priorität bei der Publikation des Konzepts der natürlichen Auslese erhoben [8]. Alle Ansprüche aus der Zeit vor 1800 sind allein schon aus dem Grunde unzulässig, weil ein Essentialist einfach nicht imstande ist, evolutiven Wandel durch natürliche Auslese zu konzipieren. Doch gibt es eine Reihe von Fällen, in denen tatsächlich vor Wallace und Darwin, d. h. vor 1858 echte natürliche Auslese vorgeschlagen worden war.

William Charles Wells (1757–1817), ein englischer Arzt, der eine Zeitlang in Südkarolina gelebt hatte, brachte 1818 die Theorie der natürlichen Auslese in einer Art Postskriptum zu einem Aufsatz über eine menschliche Farbvariante vor (Wells, 1818). Wells stellte, wie eine Reihe anderer vor ihm, fest, daß Neger gegen tropische Krankheiten weitaus widerstandsfähiger sind als Weiße. Umgekehrt sind Schwarze weit empfindlicher gegenüber Krankheiten der gemäßigten Zone. „Wenn wir dann als richtig annehmen, daß die schwarze Rasse besser dafür geeignet ist, den Angriffen der Krankheiten heißer Klimata zu widerstehen als Weiße, so ist es vernünftig anzunehmen, daß diejenigen, die sich der schwarzen Rasse nur annähern, ebenfalls besser geeignet sind, diesen Krankheiten zu widerstehen als andere, die durchweg weiß sind.“ Dies, so sagt er, trifft in der Tat auf die Mulatten zu. Er verweist dann auf die Praxis der Tierzüchter. Wenn diese Individuen finden, die in einem stärkeren Maße als normal die von ihnen gewünschten Qualitäten besitzen, so paaren sie ein Männchen und ein Weibchen der beiden miteinander, nehmen dann die besten ihrer Nachkommen als neue Zuchttiere und so weiter, bis sie dem beabsichtigten Punkt so nahe kommen, wie die Natur der Dinge es zuläßt. Doch was dort durch die Kunst des Züchtens geschieht, scheint mit gleicher Wirksamkeit, wenn auch langsamer, in der Natur vor sich zu gehen, und zwar in der Bildung von menschlichen Varietäten, die an das Land, in dem sie wohnen, angepaßt sind.“ Er erklärt, auf diese Art und Weise bildeten sich in den verschiedenen klimatischen Zonen der Welt die menschlichen Rassen heraus.

Tatsächlich schlägt Wells eindeutig eine Theorie der Evolution durch natürliche Auslese vor, doch ist es lediglich Evolution von Adaptationen an lokale Klimata innerhalb einer Art, und dies auch nur beim Menschen: Das Prinzip wird also niemals auf die echte Evolution, die Vervielfältigung der Arten, eine Entwicklung höherer Taxa oder auf eine gemeinsame Abstammung angewandt.

Wer mit dem größten Recht Anspruch darauf erheben kann, als erster eine Theorie der Evolution durch natürliche Auslese aufgestellt zu haben, ist Patrick Matthew (1790–1874). Er war ein wohlhabender Landbesitzer in Schottland, der eine gute Ausbildung genossen hatte, viel belesen und weit gereist war (Wells, 1974). Seine Ansichten über Evolution und natürliche Auslese wurden in einer Reihe von Anmerkungen im Anhang zu seinem Werk *On Naval Timber and Arboriculture* (1831) veröffentlicht. Diese Anmerkungen stehen in keinerlei Zusammenhang mit dem Gegenstand des Buches, und so ist es nicht überraschend, daß weder Darwin noch ein anderer Biologe sie jemals entdeckt hatten, bevor Matthew in einem Artikel im *Gardeners' Chronicle* des Jahres 1860 seinen Anspruch vorbrachte. Der allgemeine Hintergrund, vor dem Matthew seine Ausbildung erhalten hatte und aufgewachsen war, war dem zahlreicher Freunde Darwins aus dem Landadel außerordentlich ähnlich: er hatte mit Pflanzen- und Tierzüchtung zu tun. Matthew erklärt deutlich, der Erfolg beim Züchten hänge von der Auslese (Selektion – ein Wort, das er wiederholt benutzt) der am besten geeigneten Individuen ab. In der Tat lautet die Hauptthese seines Buches, dieses Prinzip solle auch auf die Baumkultur angewandt werden. Die Wortwahl läßt darauf schließen, daß Matthew Erasmus Darwin, Lamarck, Malthus und Lawrence gelesen hatte. Er vertritt eindeutig eine Theorie der Evolution und, durchaus bemerkenswert, eine Theorie der Evolution durch gemeinsame Abstammung. „Sind sie [die Arten] die abweichenden Verzweigungen des Lebensprinzips unter Veränderung der Gegebenheiten?“ Er hält allmähliche Evolution für sehr viel wahrscheinlicher als „totale Zerstörung und Neuschaffung“ (Katastrophismus). Er lehnt Linnaeus' Entstehung der Arten durch Hybridisation ab und ist davon überzeugt, daß „die Nachkommen derselben Eltern unter stark differierenden Umständen in mehreren Generationen sogar zu deutlich verschiedenen Arten werden mögen, die nicht imstande sind, sich miteinander fortzupflanzen“ (S.384).

Die bemerkenswerte Ähnlichkeit von Matthews Denken mit dem Darwins wird in der folgenden Aussage deutlich:

Die sich selbst regulierende adaptive Fähigkeit des organisierten Lebens mag zum Teil auf die außerordentliche Fruchtbarkeit der Natur zurückgeführt werden, die, wie zuvor gesagt worden ist, in allen Varietäten ihrer Nachkommen eine fruchtbare Kraft besitzt, welche weit über das hinausgeht (in vielen Fällen um das Tausendfache), was nötig ist, um die durch Altersverfall entstehenden Lücken zu füllen. Da der Existenzbereich begrenzt und bereits besetzt ist, sind nur die ausdauernderen, robusteren, besser an die Umstände angepaßten Individuen in der Lage, die schwere Prüfung zu bestehen, mit der die Natur ihre Anpassung an das von ihr gesetzte Maß an Perfektion und Fitness testet, und die Reife zu erreichen, um ihre Art durch Reproduktion fortzusetzen ... Die Nachkommen erwerben allmählich die bestmögliche Anpassung dieser an ihre Gegebenheiten, deren sie fähig sind, und wenn eine Veränderung der Umstände eintritt, ändern sie sich daher so, daß sie sich diesen anpassen, soweit ihre Natur der Veränderung fähig ist (S.385).

Patrick Matthew hatte zweifellos die richtige Idee, genau wie Darwin am 28. September 1838, doch verwandte er nicht die nächsten zwanzig Jahre darauf, um aus dieser Idee eine überzeugende Theorie der Evolution zu machen. Und so hatte sie nicht die geringste Wirkung.

Auch von Prichard, Lawrence und Naudin sagt man, sie hätten Darwin vorweggenommen, aber ihre Aussagen sind schwach und im Vergleich zu denen Matthews nicht

schlüssig. Sie beziehen sich entweder auf die Verbesserung der menschlichen Art oder auf die Wahl von Pflanzenvarietäten, aber keiner von ihnen benutzt die Erkenntnis der Möglichkeiten der Selektion dazu, eine Evolutionstheorie zu entwickeln.

Eine sorgfältige Angabe der Quellen, aus denen man seine Ideen bezog, war zu jener Zeit nicht üblich. Lamarck zum Beispiel zitierte kaum jemals die Autoren, die er benutzt hatte. Daher überrascht es nicht, daß wiederholt behauptet worden ist, Darwin habe von diesen Vorläufern gewußt und ihre Ergebnisse benutzt, ohne ihnen dafür die genügende Ehre zukommen zu lassen, doch läßt sich nicht die Spur eines Beweises für diese Behauptungen beibringen. Es liegt aller Grund für die Annahme vor, daß Darwin die betreffenden Schriften von Wells oder Matthew nicht kannte, und daß die Aussagen von Lawrence, Prichard und Naudin, wenn sie ihm bekannt waren, zu verschwommen waren und zu wenig Bezug zu einer Theorie der Evolution durch gemeinsame Abstammung hatten, um seine Aufmerksamkeit auf sie zu lenken. Zwar hat Darwin in *Origin of Species* tatsächlich selten die Autoren namentlich aufgeführt, deren Schriften er benutzt hatte, doch ist das durch die Tatsache bedingt, daß dies Werk in seinen Augen nur ein Auszug war und er in seinem umfassenderen Werk ausführliche Hinweise zu geben beabsichtigte. Heute, nach Veröffentlichung von *Natural Selection* (1975), läßt sich weitaus leichter feststellen, welche früheren Publikationen Darwin benutzt hatte und welche nicht. Sogar noch deutlicher geht dies aus seinen Notizbüchern und anderem handschriftlichen Material hervor; sie dokumentieren in überzeugender Weise, daß Darwin weder von der Schrift von Wells noch von der von Matthew etwas gewußt hat.

Die Wirkung der Darwinschen Revolution

Die Darwinsche Revolution ist aus guten Gründen als die größte aller wissenschaftlichen Revolutionen bezeichnet worden. Sie bedeutete nicht nur die Substituierung einer wissenschaftlichen Theorie („unveränderliche Arten“) durch eine neue, sondern erforderte darüber hinaus eine völlige Neuorientierung des Verständnisses, das der Mensch von sich und der Welt hatte, oder genauer gesagt, sie erforderte die Ablehnung einiger der am weitesten verbreiteten und liebsten Glaubenssätze des abendländischen Menschen (Mayr, 1972b, S. 988). Anders als die Revolutionen in der Physik und in den exakten Wissenschaften (Kopernikus, Newton, Einstein, Heisenberg), stellte die darwinsche Revolution tiefgründige Fragen hinsichtlich der Ethik und tiefster Überzeugungen des Menschen. Insgesamt bedeutete Darwins neues Paradigma eine höchst revolutionäre neue Weltanschauung (Dewey, 1909).

Wie weitreichend die von Darwin vorgeschlagenen Veränderungen ihrem Wesen nach waren, läßt sich am besten zeigen, wenn man einige der mehr philosophischen Konsequenzen von Darwins Theorien anführt:

1. Ersetzen einer statischen Welt durch eine sich entwickelnde Welt (stammt nicht von Darwin).
2. Demonstration der Unglaubwürdigkeit der Schöpfungslehre (Gillespie, 1979).
3. Widerlegung der kosmischen Teleologie.
4. Durch Anwendung des Prinzips der gemeinsamen Abstammung auf den Menschen Beseitigung jeglicher Rechtfertigung für einen absoluten Anthropozentrismus.

5. Erklärung der „Zweckmäßigkeit“ in der Welt durch den rein materialistischen Vorgang der natürlichen Auslese, der aus einer Wechselwirkung zwischen nicht-gerichteter Variation und opportunistischem Fortpflanzungserfolg besteht, was völlig aus dem durch das christliche Dogma gesetzten Rahmen herausfiel.
6. Ersetzen des Essentialismus durch das Populationsdenken.

Dieser Liste müssen außerdem mehrere philosophisch-methodische Innovationen hinzugefügt werden, etwa die konsequente Anwendung der hypothetisch-deduktiven Methode (Ghiselin, 1969; Ruse, 1979 a), eine Neubewertung der Vorhersage (Scriven, 1959) und die Einführung des Studiums letzter (evolutionärer) Ursachen in die Wissenschaft (Mayr, 1972 b).

Wie bereit war die Welt, diese revolutionären neuen Begriffe zu übernehmen; oder anders: wie lange dauerte es, bis sich Darwins Denkweise durchgesetzt hatte? Die Wirkung von Darwins *Origin of Species* war beispieldios. Mit Ausnahme vielleicht von Freud, dürfte kein anderer Wissenschaftler derart oft übersetzt, derart häufig und gründlich besprochen und in derart vielen Büchern behandelt worden sein. Jedes der zahlreichen Vierteljahresshefte und kritischen Zeitschriften der Epoche brachte ausgedehnte Rezensionen, und das gleiche gilt für die Mehrzahl der religiösen oder theologischen Zeitschriften. So groß ist die Fülle dieser Literatur, daß sich eine Sekundärliteratur herausgebildet hat, die sich mit dieser besprechenden Literatur beschäftigt (beispielsweise Ellegard, 1958; Hull, 1973).

Eine andere Kategorie von Schrifttum befaßt sich mit der Wirkung und dem allmählichen Durchsetzen Darwins in den verschiedenen Teilen der Welt. Keine andere Phase in der Geschichte der Biologie ist von den Historikern mit liebevollerer Genauigkeit beschrieben worden als die Kämpfe, die durch Darwins Theorie hervorgerufen wurden (Kellogg, 1907; Vorzimmer, 1970; Glick, 1974; Conry, 1974; Moore, 1979).

Welcher Natur der Widerstand gegen Darwin war, läßt sich besser verstehen, wenn man die allgemeine Einstellung in der Mitte des 19. Jahrhunderts gegenüber der Evolution kennt. Vor Darwin gehörte das Nachdenken über Evolution in das Reich der Philosophie. Tatsächlich waren praktisch alle, die über Evolution spekuliert hatten, entweder Theologen oder andere Nichtbiologen gewesen, die im Grunde nicht die geringste Kompetenz besaßen, sich mit diesem komplexen biologischen Gegenstand zu befassen. Sogar Lamarck, Darwins berühmtestem Vorläufer, gelang es nicht, die Fakten, die seine evolutionären Überlegungen untermauern sollten, systematisch anzuordnen, oder eine ausführliche Analyse der möglichen Evolutionsmechanismen zu liefern. Den Vorstellungen der Epoche entsprechend, gab er seinem Werk den Titel *Philosophie zoologique* (1809), und in der Tat war es eher eine Philosophie als eine Zoologie. Darwin war der erste Autor, der sich mit dem Thema der Evolution in streng wissenschaftlicher Weise befaßte. Er bewies seine These mit einem massiven Paket von Fakten, und dieses reiche Beweismaterial änderte die Situation grundlegend. Solange die Diskussionen über Evolution auf philosophischer Grundlage geführt wurden, war es möglich, metaphysische Gegenargumente vorzubringen. Die Veröffentlichung von Darwins *Origin of Species* machte dies ein für alle Mal unmöglich. Darwin wies, implizite und explizite, nach, daß es drei, und nur drei Erklärungen für die Vielgestaltigkeit der Welt des Lebens und für die sinnreiche Natur ihrer Anpassungen gibt. Diese Herausforderung zwang jeden denkenden Leser seiner ausführlichen und tiefdenkenden Analyse in die unbequeme Lage, sich für die eine oder andere dieser drei möglichen Erklärungen entscheiden zu müssen.

Die erste ist die einer kontinuierlichen Schöpfung, die das fortwährende Eingreifen des Schöpfers bei der Substituierung von ausgestorbenen Arten und Faunen und bei der Schöpfung immer neuer Angleichungen und Anpassungen voraussetzt. Lyell und Sedgwick gehörten zu den vielen Wissenschaftlern, die bis zu einem gewissen Punkt diese Erklärung vertraten. Sie schloß den Glauben ein, jeder Zug jeder Art sei besonders dazu geschaffen worden, um die Art an die Umgebung, in die sie hineingestellt ist, anzupassen. Wahrscheinlich entsprach diese theistische Erklärung der Welt im Jahre 1859 immer noch der Meinung der Mehrheit, zumindest in England. Allerdings war eine solche „Hypothese des ununterbrochenen Eingreifens“, wie Lyell es nannte (Wilson, 1970, S. 89), selbst vielen gläubigen Wissenschaftlern zu extrem, hatten doch sogar Lyell und Agassiz ihre Zweifel.

So kamen sie zu einer zweiten, deistischen Evolutionstheorie, einem Glauben an die Existenz teleologischer, zur Zeit der Schöpfung eingerichteter Evolutionsgesetze, die zu immer größerer Vollkommenheit und Anpassung führen und eine geordnete Substituierung von Faunen in der geologischen Schichtenfolge gewährleisten würden. Damit würden alle anderen Arten von Ordnung und Regelmäßigkeit, wie man sie in der Natur vorfindet, erklärt (Bowler, 1977b; Ospovat, 1978). Lamarck scheint ursprünglich eine solche Theorie vertreten zu haben, erkannte jedoch schließlich, daß es keinen konsequenten Trend zu immer größerer Perfektion gibt. Diese Erklärung stieß auf zunehmend größere Schwierigkeiten, je mehr das biologische Wissen zunahm. Ein großer Teil von Darwins Beweisführung in *Origin of Species* zielte auf die Aufdeckung von Unregelmäßigkeiten in den faunistischen und floristischen Verbreitungsmustern sowie von morphologischen Trends ab, die jeglicher Interpretation im Sinne progressiver Gesetze zuwiderliefen.

Kein anderes Phänomen war für die Deisten unbequemer als die Erzeugung neuer Arten, die den Platz der durch Ausmerzungen verlorengegangenen Arten einnahmen. Daß Gott für ihr Erscheinen verantwortlich war, wurde als selbstverständlich angenommen. Ihre Entstehung einem Wunder zuzuschreiben, war natürlich für Wissenschaftler wie Herschel und Whewell inakzeptabel. So erklärten sie ihre Entstehung einfach mit „intermediären Ursachen“ oder „Kausalgesetzen“, die die Entstehung neuer Arten regelten und vom Schöpfer eingesetzt worden waren (siehe Kapitel 9). Auf welche Weise konnten solche Gesetze wirken? Tatsächlich gab es nur drei Möglichkeiten:

1. durch besondere Schöpfungsakte, was einem Wunder gleichkäme,
2. durch Urzeugung, was wissenschaftlich nicht vertretbar war, zumindest soweit es höhere Organismen betraf, und außerdem nicht den perfekten Bauplan jeder Art erklären würde oder
3. durch Ableitung von anderen Arten, das wäre Evolution.

Lyell war, im Gegensatz zu Gray, nicht bereit, die Evolution durch natürliche Auslese als „intermediäre Ursache“ zu akzeptieren. Herschel und Lyell besaßen nicht genügend Kenntnis der Naturgeschichte, um zu erkennen, daß es keine vorstellbaren Mechanismen gibt, mit deren Hilfe solche sekundären Gesetze verwirklicht werden können, ohne mit den Gesetzen der Physik und Chemie in Konflikt zu geraten [9]. Gerade diese Einsicht war es, die Darwin veranlaßte, die dritte der drei möglichen Erklärungen zu entwickeln, einen strikt nicht-teleologischen Evolutionsmodus, bei dem die zufällige Variation von der natürlichen Auslese in gerichtete Trends und Adaptation umgewandelt wird, ohne daß ein Rückgriff auf übernatürliche Kräfte notwendig ist, nicht einmal zu Beginn.

Es ist nicht zulässig, die Debatte, die der Veröffentlichung von Darwins *Origin of Species* folgte, innerhalb des Rahmens moderner Vorstellungen zu beurteilen. Man muß sich daran erinnern, wie mächtig der Einfluß des Schöpfungsglaubens in den fünfziger und sechziger Jahren des 19. Jahrhunderts immer noch war, insbesondere in England. Fast alle Freunde und Kollegen Darwins waren Anhänger des Schöpfungsglaubens, die meisten von ihnen sogar recht orthodoxe Theisten, die nichts Unwissenschaftliches darin fanden, sich bei ihrer Beweisführung auf übernatürliche Kräfte zu berufen. Hopkins, einer von Darwins Rezensenten, nannte Darwin unwissenschaftlich, da er postulierte, die Trilobiten, eine Gruppe ausgestorbener fossiler Invertebraten, die plötzlich im Fossilienmaterial auftraten, stammten von Ahnen ab, die als Fossilien noch unbekannt seien. Doch der gleiche Hopkins zögerte nicht zu glauben, die Trilobiten seien zu dem Zeitpunkt geschaffen worden, an dem sie zum ersten Mal in den fossilienhaltigen Schichten auftraten (Hull, 1973).

Es liegt auf der Hand, daß für jene, die an einen persönlichen Gott glaubten, eine Interpretation auf der Grundlage des Schöpfungsglaubens ebenso legitim war, wie eine sogenannte wissenschaftliche Erklärung, ja sogar noch berechtigter. Der Kampf um die Evolution (und speziell um die natürliche Auslese) war keine rein wissenschaftliche Kontroverse, es war eher ein Kampf zwischen zwei Ideologien, der Naturtheologie und der objektiven Wissenschaft. Ich sehe davon ab, über den Kampf zwischen Religion (Kirche) und Wissenschaft zu berichten [10], denn dies ginge über den Rahmen dieses Bandes hinaus, der sich mit der Ideengeschichte der Biologie befaßt. Da jedoch der Schöpfungsglaube Mitte des 19. Jahrhunderts eine dominierende „wissenschaftliche“ Schule war, zumindest in England, war Darwin zu der kühnen Strategie gezwungen, für ein Naturphänomen nach dem anderen zu zeigen, daß es sich recht plausibel als das Produkt der Evolution erklären ließ, aber ganz und gar nicht mit dem zusammenpaßte, was man von der Handlungsweise eines weisen, wohlwollenden und allmächtigen Schöpfers erwarten konnte. „Warum, mag man fragen, hat die vermutete schöpferische Kraft auf entlegenen Inseln Fledermäuse erzeugt und keine anderen Säugetiere?“ (*Origin*, S. 394). Hier und an etwa dreißig anderen Stellen in *Origin of Species* beweist Darwin, daß Phänomene im Einklang mit der Evolution oder mit der gemeinsamen Abstammung stehen, aber keinen Sinn ergeben, wenn man sie „einem speziellen Schöpfungsakt“ zuschreibt (S. 55). Immer wieder stellt er fest: „In der Ansicht, daß jede Art unabhängig geschaffen worden sei, kann ich keine Erklärung sehen“.

Darwins fünf Theorien

Die Fülle der Literatur über die Wirkung von *Origin of Species* besitzt leider einen bedauerlichen Schönheitsfehler, da sie nicht in ausreichendem Maße berücksichtigt, daß Darwin tatsächlich fünf weitgehend voneinander unabhängige Theorien vorgeschlagen hat. Das Resultat ist, daß man, wenn ein Historiker oder Philosoph von Darwinismus spricht, selten weiß, ob er die Evolution an sich meint, oder die Abstammung des Menschen vom Affen oder die natürliche Auslese oder was sonst. Die Bedeutung des Wortes „Darwinismus“ hat sich im Laufe der Jahre ständig geändert. In der Zeit unmittelbar nach 1859 bezog es sich in der Mehrheit der Fälle auf die Gesamtheit von Darwins Vorstellungen, wohingegen es für den heutigen Evolutionsbiologen lediglich die natürliche Auslese bedeutet. Darwin selbst trug zu dieser Verwirrung bei, denn er bezog sich in *Ori-*

gin of Species mit dem Ausdruck „meine Theorie“ zehn Mal auf die Theorie der Evolution, aber nur drei Mal auf die natürliche Auslese. In der Tat gibt es viele Anzeichen dafür, daß Darwin alle Komponenten seiner Evolutionstheorie als ein einziges, unteilbares Ganzes verstand. Man kann dies auch deshalb vermuten, weil er in vielen Kapiteln von *Origin of Species* Themen miteinander vermischte, die scheinbar nichts miteinander zu tun haben, etwa im ersten Kapitel die Ursachen der Variabilität, die Frage Art oder Varietät, und die künstliche Zuchtwahl. Im zweiten Kapitel behandelt er die Variation in der Natur und das Artproblem. Die nächsten beiden Kapitel sind den Evolutionsmechanismen (Kampf ums Dasein, natürliche Auslese), Speziation, Divergenz von Merkmalen, Aussterben und der Theorie der gemeinsamen Abstammung gewidmet.

Ungeachtet der Schönheit und Brillanz einzelner Darstellungen, erscheint ein großer Teil der Anordnung der Themen in *Origin of Species* dem modernen Leser recht chaotisch. Dies ist wahrscheinlich der Grund, warum sich viele Leser dieses Werkes beschweren, es sei ein „schwieriges“ Buch. Ich finde Hodges (1977) Argumente nicht restlos überzeugend, wenn er behauptet, Darwin habe einen dreiteiligen Aufbau im Sinne gehabt und sei diesem mehr oder weniger gefolgt.

Viele Autoren nach Darwin übernahmen dessen Überzeugung, gemeinsame Abstammung, allmählicher Wandel und natürliche Auslese stellten ein einziges, unteilbares Paradigma dar, und haben daher diese Gegenstände zusammen abgehandelt, wenn sie das Schicksal des „Darwinismus“ nach 1859 erörterten. Tatsächlich ergibt sich jedoch ein viel klareres Bild, wenn man die fünf Stränge von Darwins Denken getrennt behandelt. Daß sie keineswegs ein unteilbares Ganzes bilden, wird durch die Tatsache belegt, daß so viele Evolutionisten einige von Darwins Theorien übernahmen, andere jedoch ablehnten (Tabelle 3).

Tabelle 3. Die Zusammensetzung der Evolutionstheorien verschiedener Evolutionisten. Alle diese Autoren vertraten eine fünfte Komponente, nämlich die der Evolution im Gegensatz zu einer konstanten, unveränderlichen Welt

Autoren	Gemeinsame Abstammung	Gradualismus	Artbildung als Populationsphänomen	Natürliche Auslese
Lamarck	Nein	Ja	Nein	Nein
Darwin	Ja	Ja	Ja	Ja
Haeckel	Ja	Ja	?	Z. Teil
Neo-Lamarckisten	Ja	Ja	Ja	Nein
T. H. Huxley	Ja	Nein	Nein	(Nein)
de Vries	Ja	Nein	Nein	Nein
T. H. Morgan	Ja	(Nein)	Nein	Unwichtig

Der volle Titel von Darwins Werk *Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl oder die Erhaltung der bevorzugten Rassen im Kampfe ums Dasein* trug mit zu dem falschen Eindruck bei, daß es sich nur um eine einzige Theorie handele. Die Tatsache, daß Darwin die Artbildung in dem Kapitel über natürliche Auslese (Kapitel IV) behandelte, hat diese Auslegung bestärkt; der Glaube an die Zusammengehörigkeit von Artbildung und Zuchtwahl ist aber trotzdem nicht haltbar. Ich will an einem Beispiel erläutern, daß Artbildung und natürliche Auslese zwei voneinander unabhängige Vorgänge sind: Es ist denkbar, daß sich eine Population auf einer Insel niederläßt und (theo-

retisch) nur durch zufällige genetische Prozesse (genetische Drift) schließlich so verschieden von der Elternpopulation wird, daß sie sich mit ihr nicht mehr vermehren kann; d.h. sie hätte eine Art gebildet (ohne daß die natürliche Auslese das geringste dazu beigetragen hat). Die gleiche faktische Unabhängigkeit von zwei Evolutionsphänomenen gilt auch für geographische Verbreitungsmuster. Diese sind weitgehend durch Zufälle in der Ausbreitung bedingt, die ebenfalls unabhängig von der natürlichen Auslese stattfindenden, geographischen und geologischen Vorgängen übergestülpt sind. Die Ansicht, wie Darwin sie vertrat, das Verbreitungsmuster sei mit natürlicher Auslese erklärbar, ist irreführend.

Im folgenden möchte ich versuchen, mich eingehender mit den verschiedenen Theorien zu befassen, aus denen sich Darwins Evolutionslehre zusammensetzt.

Evolution an sich

Die Theorie, daß die Welt nicht unveränderlich, sondern das Produkt eines kontinuierlichen Evolutionsprozesses ist, war nicht neu bei Darwin. Dennoch war 1859, trotz der Schriften von Lamarck, Meckel und Chambers, die Mehrheit immer noch der Meinung, die Welt sei konstant. Zwischen 1800 und 1859 wurde eine Reihe recht sonderbarer Kompromisse vertreten (etwa der Progressionismus), um nicht die Evolutionslehre übernehmen zu müssen. Das massive Beweismaterial, das Darwin vorbrachte, war jedoch derart überzeugend, daß innerhalb weniger Jahre alle Biologen zum Evolutionismus bekehrt wurden, selbst Owen, Mivart und Butler in England, die Darwins andere Theorien ablehnten. Agassiz, hartnäckig bis zuletzt in seiner Ablehnung der Evolutionstheorie, starb im Jahre 1873. Tatsächlich war Frankreich das einzige Land, in dem der Evolutionismus kämpfen mußte, um sich durchzusetzen (Conry, 1974; Boesiger, 1980). Für die meisten heutigen Biologen ist die Evolution keine Theorie mehr, sondern eine simple Tatsache, dokumentiert zum einen durch die Veränderungen, die von Generation zu Generation in den Genpools stattfinden, und zum andern durch die Veränderungen in den fossilen Biota genau datierter geologischer Schichten. Der Widerstand gegen den Evolutionismus beschränkt sich heutzutage ausschließlich auf Gegnerschaft aus religiösen Gründen.

Evolution durch gemeinsame Abstammung

Darwin war sonderbarerweise der erste Autor, der postulierte, alle Organismen stammten durch einen kontinuierlichen Verzweigungsprozeß von gemeinsamen Vorfahren ab. Nachdem er die Aufspaltung einer Elternart in zahlreiche Tochterarten akzeptiert hatte, gelangte er fast unausweichlich zu der Vorstellung der gemeinsamen Abstammung. Dadurch, daß er die Abstammungslinie bis hin zu den höheren Taxa verfolgte, kam er dazu, alle Organismen „als unmittelbare Nachkommen weniger Wesen zu betrachten, die schon lange lebten, ehe die erste kambrische Schicht sich gebildet hatte“ (*Origin*, S. 488), und somit zu der Überzeugung, alles Leben sei ursprünglich „nur einigen oder gar einer einzigen Form eingehaucht“ worden (S. 490).

Man konnte somit eine fortwährende Vervielfältigung der Arten als Erklärung für die gesamte Vielgestaltigkeit des organischen Lebens anführen. Die Abstammung von

gemeinsamen Vorfahren reduzierte das Problem der Entstehungen auf ein einziges, nämlich das des ersten Ursprungs des Lebens, und machte auf diese Weise die Urzeugung überflüssig – einen Prozeß, der mit Darwins auf Kontinuität gegründeten Ideen unvereinbar war. Zwar lag die Lösung des Problems der Entstehung des Lebens offensichtlich jenseits der Fähigkeiten der Wissenschaft zur Zeit Darwins, dennoch konnte er der Versuchung nicht widerstehen, darüber nachzugrübeln (*LLD*, III, S. 18).

Die Theorie der gemeinsamen Abstammung erleichterte den Sieg der Evolution erheblich. Der Grund war, wie Darwin in *Origin of Species* selbst gesagt hatte, ihre Fähigkeit, so viele Fragen der vergleichenden Anatomie, Biogeographie, Systematik und anderer Bereiche der Biologie zu erklären, die zuvor rätselhaft gewesen waren. Sogar Lyell und der Botaniker Bentham, die ursprünglich gegen die Theorie der gemeinsamen Abstammung gewesen waren, hatten sich etwa 1868 dazu bekehren lassen.

Es ist in der Literatur der Geschichte der Biologie üblich geworden, von der „Darwinschen Revolution“ zu sprechen [11]. Dieser Ausdruck, den ich selbst benutzt habe, ist jedoch nicht eindeutig, da der gesamte Komplex von Darwins Gedanken tatsächlich mehrere geistige Revolutionen einleitete. Zwei davon zeichnen sich besonders klar ab. Die erste bestand darin, daß Darwin durch das Miteinbeziehen des Menschen in den Stammbaum der gemeinsamen Abstammung diesen der privilegierten Stellung in der Natur beraubte, die ihm in der Bibel und in den Schriften praktisch aller Philosophen eingeräumt worden war. Dies bedeutete sozusagen die Enthronung des Menschen. Es war eine wahrhaft revolutionäre Vorstellung, ganz und gar verschieden von dem Bild des Menschen als Krönung der Kette der Lebewesen. Die zweite Revolution war die natürliche Auslese.

Allmählichkeit der Evolution

Darwins Beharren darauf, Evolution sei durchweg allmählich, stieß auf fast ebenso viel Widerstand wie seine Theorie der natürlichen Auslese. Dies sowohl aus empirischen als auch aus ideologischen Gründen. Ein allmählicher Übergang von einem Typus zu einem anderen ist für einen Essentialisten (Typologen) undenkbar. Lyell und andere bestanden darauf, das Variationspotential einer Art habe feste Grenzen, die keine Auslese jemals überschreiten könne. Jede Art war von jeder anderen Art durch eine unüberbrückbare Kluft getrennt, und wenn man Evolution postulieren wollte, so müsse man die Annahme machen, neue Typen entstünden plötzlich durch Saltation. Das ist der Grund, weshalb Lyell eine fortwährende „Entstehung neuer Arten“, also einen diskontinuierlichen Prozeß postulierte. Darwins Idee, derzufolge Populationen der *locus operandi* der Artbildung sind und dies jede Zwischenstufe zwischen geographischen Varietäten und Arten gestattet, untergrub das essentialistische Argument.

Andererseits schienen gewisse empirische Befunde die essentialistische Position zu bestätigen. Die vergleichenden Anatomen unterstrichen fast ohne Ausnahme die fundamentalen Unterschiede zwischen den Bauplänen der höheren Taxa, die ihrer Ansicht nach mit allmählicher Evolution nicht erklärt werden konnten. Auch die Paläontologen bestanden auf der plötzlichen Entstehung neuer Typen im Fossilienmaterial und auf dem völligen Fehlen irgendwelcher dazwischenliegender Typen. Wo auch immer man hinsah in der Natur, ihr eindrucksvollster Aspekt war Diskontinuität.

Die Experimentalbiologen, alles unerschütterliche Essentialisten, hatten besondere Schwierigkeiten damit, die allmähliche Evolution zu verstehen. Da sie nicht daran gewöhnt waren, in Begriffen wie variablen Populationen zu denken, konnten sie sich den Ursprung von etwas Neuem nur durch die saltationistische Erzeugung eines abweichenden Individuums vorstellen, einen hypothetischen Vorgang, den man später als Makrogenese bezeichnete. Nägeli, His, Köl liker, W. H. Harvey, Mivart, Galton und andere bedeutende Autoren, die in den sechziger bis achtziger Jahren des 19. Jahrhunderts publizierten, unterstützten die Makrogenese. Dennoch wurde diese Vorstellung bis in das letzte Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts nur von einer Minderheit vertreten. Es liegt auf der Hand, daß Makrogenese mit allmählicher natürlicher Auslese unvereinbar ist, und Darwin hatte sich niemals mit ihr anfreunden können.

Deutlicher als einer seiner Gegner erkannte Darwin, daß die beobachteten Diskontinuitäten sozusagen Artefakte der Geschichte waren. Er erklärte die Lücken zwischen Gattungen und noch höheren Taxa durch den allmählichen Vorgang von Merkmalsdivergenz und Aussterben, eine Erklärung, die heute allgemein angenommen ist: Die Konkurrenz wie auch das Eindringen in neue Nischen und Anpassungszonen führen zu einer ständigen Divergenz, aber es ist das Aussterben dazwischenliegender Typen und Bindeglieder, das in erster Linie für die beobachteten Diskontinuitäten zwischen den höheren Taxa verantwortlich ist. Daher sind solche Lücken eher sekundäre Artefakte als ein Abbild des ursprünglichen Entstehungsprozesses der Taxa.

Woher Darwins feste Überzeugung vom Gradualismus kam, ist nicht völlig klar. Zum Teil war sie offensichtlich das Resultat seiner Beobachtungen, etwa der graduellen Unterschiede zwischen Spottdrosseln und Finken auf den Galápagosinseln oder der historisch belegten Kontinuität zwischen den meisten von der Regel abweichenden Hunde-, Tauben- und anderen Haustierrassen. Wie Gruber (1974) jedoch darlegt, kann Darwins Überzeugung auch eine metaphysische Komponente gehabt haben. Unter dem Einfluß der Schriften des Theologen Sumner (1824, S. 20), war er zu dem Schluß gekommen, alle *natürlichen* Dinge entwickelten sich allmählich aus ihren Vorgängern, wohingegen Diskontinuitäten, etwa plötzliche Saltationen, Anzeichen für einen *übernatürlichen* Ursprung, d. h. Zeichen für ein Eingreifen seitens des Schöpfers seien. Sein ganzes Leben lang machte sich Darwin viel Mühe, die allmähliche Evolution von Erscheinungen zu rekonstruieren, die auf den ersten Blick das Ergebnis plötzlicher Ursprünge zu sein schienen.

Die natürliche Auslese

Trotz des gelegentlichen Aufblitzens von Einsichten unter den Vorläufern Darwins und der Gleichzeitigkeit des Vorschlags der Theorie durch A. R. Wallace, ist es keine Frage, daß es Darwin war, der die Theorie der Evolution durch natürliche Auslese aufstellte, der sie durch zahlreiche gut gewählte Beispiele und eine sorgfältig durchdachte Beweisführung stützte und der dadurch, daß er sie mit einer ebenso gut untermauerten Evolutionstheorie verknüpfte, die Aufmerksamkeit der abendländischen Welt auf sie lenkte. Durch die Erklärung der „Zweckmäßigkeit“ in der Natur als Resultat eines rein nicht-teleologischen, materialistischen Vorganges beseitigte die Theorie der natürlichen Auslese die Notwendigkeit einer globalen Teleologie. Darwins Theorie ermöglichte eine ursächliche Erklärung der anscheinend vollkommenen Ordnung der lebendigen Natur,

d. h. der Anpassung der Organismen aneinander und an ihre Umwelt. Zweifellos war die Theorie der natürlichen Auslese das revolutionärste Konzept, das Darwin vorbrachte. Dadurch, daß es eine rein materialistische Erklärung für alle Erscheinungen der lebenden Natur lieferte, habe es „Gott entthront“, so hieß es. Man kann die Theorie der natürlichen Auslese zu recht als eine zweite darwinsche Revolution bezeichnen.

Der Widerstand gegen die natürliche Auslese

Wenn ein moderner Biologe vom Darwinismus spricht, so denkt er dabei von allen Komponenten des Darwinschen Paradigmas an die natürliche Auslese. Darwin hatte von Anfang an erkannt, daß dies die revolutionärste seiner Ideen war; es überrascht also nicht, daß es auch diejenige war, auf die seine Gegner – angefangen mit Herschel, der sie das „Gesetz des Drunter und Drüber“ nannte, und Sedgwick, der sie für eine „moralische Schande“ hielt – am heftigsten reagierten. Die natürliche Auslese war diejenige Komponente des Darwinismus, die Darwins Gegner am tiefsten traf („sie entthront Gott“) und die, gar nicht so merkwürdig, sogar heute noch auf heftigsten Widerstand stößt. Darwins Freund Asa Gray, der ein gläubiger Christ war, gehört zu den sehr wenigen Darwinisten, denen es gelang, die natürliche Auslese mit dem Glauben an einen persönlichen Gott zu vereinbaren. Und nicht nur Theologen, Philosophen und Laien waren gegen diese These, sondern bis zur Synthese der Evolutionstheorie in den dreißiger und vierziger Jahren dieses Jahrhunderts sogar die Mehrheit der Biologen (Mayr und Provine, 1980).

Selbst Darwins Freunde und Gleichgesinnte standen der natürlichen Auslese bestenfalls gleichgültig gegenüber [12]. In keiner einzigen der wohlwollenden Besprechungen von *Origin of Species*, die nach 1859 veröffentlicht wurden, wurde die natürliche Auslese erwähnt (Hull, 1973). Das Bestreben, die Welt, einschließlich aller lebenden Organismen, auf rein materialistische Weise zu erklären, war den meisten der Anhänger Darwins unangenehm. Lyell akzeptierte die natürliche Auslese nie, und als er sich schließlich zum Evolutionismus bekehrte, nannte er ihn zum großen Ärger Darwins meistens „Lamarcks Theorie“.

T. H. Huxley, Darwins Vorkämpfer, war zu Darwins Lebzeiten ein unerschütterlicher Verteidiger der natürlichen Auslese, und doch legt Poulton (1908) gutes Beweismaterial dafür vor, daß er „zu keiner Zeit von der Theorie, die er verteidigte, überzeugt war“. Huxley war Morphologe, Physiologe und Embryologe, und die Evolution der organischen Welt war für ihn gleichbedeutend mit der Evolution (wie er es nannte) des Kükenembryos im Ei (*LLD*, II, S. 202). Die natürliche Auslese paßte nicht allzu gut in dieses Konzept, und in einem historischen Aufsatz über Darwin („The Coming of Age of the Origin of Species“, 1893, S. 227–243), erwähnt Huxley die natürliche Auslese überhaupt nicht. Wenn er das Wort „Darwinismus“ benutzte, so wandte er es meistens einfach auf die Theorie der Evolution durch gemeinsame Abstammung an. Manches weist darauf hin, daß er keineswegs sicher war, ob sich die Theorie der natürlichen Auslese letzten Endes wirklich als gültig erweisen würde. Implizite ist dies in seinen Worten enthalten, „welches auch immer das schließliche Schicksal der speziellen Theorie, die Darwin vorgeschlagen hat, sein mag ...“. Huxleys Ansicht nach konnten größere Saltationen das leisten, was die allmähliche Evolution durch Auslese nicht konnte (siehe Kap. 11).

Die einzige kräftige Unterstützung der natürlichen Auslese, die Darwin erhielt, kam von seiten der Naturbeobachter. Erstens natürlich von seinem Mitentdecker Wallace, der die Selektionstheorie sogar noch rückhaltloser verfocht als Darwin selbst. Er setzte eine Grenze nur da, wo es um den Menschen und seinen Geist ging. Henry W. Bates, Wallaces Gefährte bei seiner Südamerikaexpedition, trug wichtiges zur Selektionstheorie bei, und das gleiche gilt für einen weiteren Naturforscher, Fritz Müller in Brasilien (siehe unten). Die Botaniker waren im großen und ganzen gegen die Auslese, Darwins Freund J. D. Hooker jedoch unterstützte stets Darwins Ansichten hinsichtlich der Selektion, und später ebenso Thiselton-Dyer. Der überzeugteste Anhänger der Selektion auf dem europäischen Kontinent war August Weismann, zumindest nach 1880. Tatsächlich war Weismann, wie wir sehen werden, vielleicht der erste Evolutionist, der den evolutionen Wandel ausschließlich natürlicher Auslese zuschrieb. Aus seiner Biographie geht klar hervor, daß er sein Leben lang ein leidenschaftlicher Naturbeobachter war, was auch durch seine Schmetterlingsforschung bestätigt wird.

Man hört immer, die Veröffentlichung der Darwin-Wallaceschen Theorie der natürlichen Auslese im Jahre 1858 habe zuerst keinerlei Widerhall gefunden. Das ist nicht richtig. Der Ornithologe Alfred Newton beschreibt, wie er und seine Freunde jahrelang über den Ursprung von Arten diskutiert hatten und welche eine erregende Überraschung das Darwin-Wallace-Heft der Zeitschrift der Linnean Society war. „Ich saß bis spät in die Nacht, um es zu lesen. ... Ich ging zufrieden zu Bett, daß eine Lösung gefunden war“ (1888, S. 241). Newton machte seinerseits den Kanonikus Tristram auf die Schrift aufmerksam, der in einer sehr gründlichen Arbeit über Wüstenlerchen – die einen Monat vor Veröffentlichung von Darwins *Origin of Species* erschienen – die Schutzfärbung dieser Vögel als Resultat der natürlichen Auslese interpretierte (Tristram, 1859, S. 429). In der Tat beschreibt er in allen Einzelheiten, unter welchen Umständen fählere Individuen und Individuen mit längeren Schnäbeln von der Auslese bevorzugt werden würden. Owen erwähnte den Darwin-Wallaceschen Aufsatz günstig in einer Ansprache, die er als Präsident der British Association hielt, wandte sich aber nach Veröffentlichung von *Origin of Species* gegen die Auslese.

Die stärkste Unterstützung erfuhr die Selektionstheorie wahrscheinlich in den achtziger Jahren des 19. Jahrhunderts, nachdem Weismann die Vererbung erworbener Merkmale widerlegt und Lankester, Thiselton-Dyer und andere bekehrt hatte. Um die neunziger Jahre verlor sie eine ganze Reihe ihrer Anhänger wieder, und erst nach dem Zustandekommen der synthetischen Theorie der Evolution in den dreißiger und vierziger Jahren setzte sich die Selektion schließlich bei praktisch allen Biologen durch.

Der Protest gegen die natürliche Auslese war fast universell, so daß es unmöglich ist, einen Überblick über ihn zu geben. Eine Ausnahme soll hier nur für eine Kritik gemacht werden, da es immer heißt, sie sei besonders wirksam gewesen.

Keine andere Attacke gegen Darwins Theorie ist mit so viel Aufmerksamkeit verfolgt worden wie die des Physikers und Ingenieurs Fleeming Jenkin (1867). Dies ist zum Teil durch Darwins eigene Aussage begründet: „Fleeming Jenkin hat mir viel Mühe bereitet, ist aber von mehr wirklichem Nutzen für mich gewesen als jeder andere Aufsatz oder jede andere Besprechung“ (Brief an Hooker, *MLD*, II, S. 379). In den Augen eines modernen Lesers scheint Jenkins Besprechung alles andere als eindrucksvoll zu sein. Sie beruht auf all den üblichen Vorurteilen und Mißverständnissen der Vertreter der exakten Wissenschaften. Obgleich Jenkin zugibt, „alle müssen dem zustimmen, daß der als natürliche Auslese bezeichnete Vorgang universell am Wirken ist“, ist das, was er unter

natürlicher Auslese versteht, tatsächlich der Ausmerzungsprozeß des Essentialisten. Wenn er begriffen hätte, daß das Grundprinzip der natürlichen Auslese der Fortpflanzungserfolg ist, so hätte er nicht schreiben können: „Die Tendenz, Nachkommen zu produzieren, die ihren überlegeneren Eltern ähnlicher sind als ihren unterlegenen Großeltern, kann gewiß für kein Individuum im Kampf ums Leben von Vorteil sein. Im Gegenteil, die meisten Individuen hätten einen Vorteil davon, wenn sie unvollkommene Nachkommen erzeugten, die bei der Konkurrenz mit ihnen benachteiligt sind.“

Jenkin stimmt mit Darwin und den meisten seiner Zeitgenossen darin überein, daß „zwei verschiedene Arten möglicher Variation unterschieden werden müssen. Zuerst jene Art der üblichen Variation . . . [die als individuelle Variation bezeichnet wird] . . . und zweitens jene andere Art von Variation, die nur selten vorkommt und kurz als „sport“ bezeichnet werden kann, zum Beispiel, wenn ein Kind mit sechs Fingern an jeder Hand geboren wird.“

Hinsichtlich der individuellen Variation behauptet Jenkin, wie auch Lyell, Owen und alle Essentialisten, die natürliche Auslese würde das verfügbare Reservoir solcher Variation bald erschöpfen. Individuelle Variation, darauf besteht er, könne niemals über die Grenzen eines bestimmten Variations„bereichs“ hinausreichen. Sie könne niemals über „den Typus“ hinausgehen. Die Auslese könne zwar dazu führen, daß ein Hund schneller läuft oder daß sein Riechvermögen verbessert wird, sie könne ihn aber niemals zu etwas machen, das kein Hund ist. Immer wieder von neuem wiederholt er, „daß keine Art über festgelegte Grenzen hinaus variieren kann“. Diese weitverbreitete Annahme ist nicht nur eine automatische Konsequenz essentialistischen Denkens, sie gibt darüber hinaus auch die Erfahrung der Tier- und Pflanzenzüchter wieder, die festgestellt hatten, daß die verfügbare Variation in einer geschlossenen Herde durch intensive künstliche Zuchtwahl bald erschöpft wird.

Bei dieser Überlegung wird natürlich ignoriert, daß die Situation in der Natur radikal anders ist, da das Variationsreservoir durch Genfluß und Mutation beständig neu aufgefüllt wird. In kleinen, geschlossenen Populationen kann fortgesetzte natürliche Auslese nur erfolgreich sein, wenn eine Fülle an neuer genetischer Variation erzeugt wird. Wie die frühen Mendelisten postulierte Jenkin einen gewaltigen „Mutationsdruck“, wobei die natürliche Auslese tatsächlich nichts zur evolutiven Veränderung beitrug. Da er völlig außerstande war, die natürliche Auslese zu verstehen, behauptete er immer wieder von neuem, ihre Wirksamkeit sei auf die Fälle beschränkt, „in denen dieselbe Variation bei einer ungeheuren Zahl von Individuen auftritt . . . sie trifft nicht auf das Auftreten neuer Organe oder Gewohnheiten zu.“

Hier nähert sich Jenkin dem Kern seiner Kritik. Selbst, wenn man die allgemeine Verbesserung von Arten durch die Auslese individueller Variation zugesteht, so hilft uns dies nicht im geringsten weiter, sagt Jenkin, „da die Entstehung von Arten nicht die allmähliche Verbesserung von Tieren erfordert, die dieselben Gewohnheiten und dieselbe Struktur beibehalten, sondern eine solche Modifikation dieser Gewohnheiten und Struktur, wie sie tatsächlich zum Auftreten neuer Organe führt.“ Offensichtlich war Jenkin, wie auch Mivart, besonders von der Schwierigkeit beeindruckt, die Entstehung neuer Organe zu erklären. Als Essentialist konnte er sich nicht vorstellen, daß dies auf eine andere Weise geschehen konnte als durch Saltation, und dies veranlaßte ihn, seine Aufmerksamkeit dem zweiten Typ von Variation zuzuwenden.

Darwin hatte sich in *Origin of Species* gelegentlich auf „sports“ (unerwartete Mutationen) bezogen, oder wie er es nannte, „einzelne Variationen“, da sie, wie er sagte, „so

einfache Illustrationen darbieten“ (*LLD*, II, S. 289; dt. *LLD*, III, S. 104). Man könnte auf den Gedanken kommen, neue Strukturen, die eine Art über ihren Variationsspielraum hinaustrugen, entstünden durch solche „sports“. Dies, so Jenkin, ist aus einer Reihe von Gründen unwahrscheinlich, insbesondere weil „die Nachkommen“, wenn sich eine dieser Mutationen fortpflanzt, „im großen und ganzen zwischen dem Durchschnittsindividuum und dem „sport“ liegen“. Mit anderen Worten, Jenkin postulierte das universelle Vorkommen eines Phänomens, das in der späteren Literatur als „Mischvererbung“ (blending inheritance; s. auch Glossar) bezeichnet wurde. Diese These war insofern besonders erstaunlich, als Jenkin als typische Beispiele für „sports“ Familien gewählt hatte, deren Angehörige sechs Finger an jeder Hand hatten. Denn man wußte seit Maupertuis und Réaumur, daß sich Polydaktylie (Mehrfingrigkeit) ohne Zwischenstufen vererbte. Darwin hätte Jenkin leicht mit dem Hinweis widerlegen können, daß sechsfingrige Individuen keine Kinder mit fünfeinhalb Fingern und Enkel mit fünfeinviertel Fingern haben, ebenso wenig wie die Nachkommen von Albinos Halbalbinos sind. Die Tierzüchter hatten über buchstäblich unzählige Fälle berichtet, in denen solche „sports“ durch Inzucht und Rückkreuzen zu Standardrassen geworden waren, wie das Ancon-Schaf etwa, auf das Darwin verweist (*Origin*, S. 30). Wenn Jenkins These der Zwischenstufen irgendeine Gültigkeit hätte, so würden alle derartigen „sports“ durch Rückkreuzen rasch beseitigt worden sein.

Die Tatsache, daß Darwin dieses Argument nicht benutzt, bestätigt, daß er hinsichtlich des Problems der Variation selbst recht verwirrt war (siehe auch Kapitel 16). Er akzeptierte gewissermaßen in aller Bescheidenheit Jenkins Argument der Mischvererbung, und in der Folge betonte er noch mehr als zuvor, „sports“ seien für die Evolution bedeutungslos. Darwin übersah ebenfalls, daß dasselbe Argument der Verschmelzung der Erbfaktoren, wenn es tatsächlich Ausdruck eines echten genetischen Wandels war, auch auf die individuelle Variation zutreffen würde. Vorzimmer (1963; 1970) hat zu recht darauf hingewiesen, daß Jenkins Besprechung ungeachtet der Behauptungen früherer Historiker nur einen minimalen Effekt auf Darwin hatte. Es ist meiner Meinung nach völlig falsch, Jenkins Besprechung als brillante und vernichtende Kritik an Darwin zu zitieren. In der Tat enthält sie mehr falsche Annahmen und irreführende Schlußfolgerungen als die Abschnitte in *Origin of Species*, die sie angreift. Besonders schwach an seiner Argumentation sind die unangebrachten Analogien zwischen biologischen Prozessen und physikalischen Erscheinungen, zum Beispiel der Vergleich des evolutiven Wandels mit dem Flug einer Kanonenkugel. Für einen modernen Leser ist es befremdend, daß Vertreter der exakten Wissenschaften wie Houghton, Hopkins und Jenkin meinten, sie könnten durch Anwendung der Denkweise der exakten Wissenschaften solch außerordentlich komplexen Phänomenen (wie der Evolution biologischer Systeme), die in der unbelebten Welt ohne Beispiel sind, gerecht werden (Hull, 1973).

Gründe für die Heftigkeit des Widerstandes gegen die Auslese

Wenn auch die Biologen die Evolutionstheorie rasch übernahmen, so bleibt es rätselhaft, warum es ihnen so sehr widerstrebte, auch die natürliche Auslese anzunehmen. Erst mit der „Synthese der Evolutionsbiologie“ (siehe Kapitel 12) in den dreißiger Jahren dieses Jahrhunderts setzte sich die natürliche Auslese bei der Mehrheit der Biologen als einziger richtungsgebender Mechanismus in der Evolution durch. Und selbst dann blieb die natürliche Auslese für Philosophen und Nicht-Evolutionisten ein derart frem-

der Begriff, daß die Evolutionisten bis zum heutigen Tag große Anstrengungen machen müssen, um Nicht-Evolutionisten von der Wirksamkeit der Auslese zu überzeugen.

Der Widerstand war natürlich nicht hundertprozentig. Fast alle Gegner gestanden eine gewisse Menge an Selektion zu, behaupteten aber, größere evolutive Erscheinungen und Vorgänge könnten damit nicht erklärt werden. Darwin selbst ließ, wie wir wissen, Raum für einige Prozesse neben der Auslese, etwa den Effekt von Gebrauch und Nichtgebrauch; dennoch war für ihn die Auslese der wichtigste Mechanismus des evolutiven Wandels. Die Mehrheit seiner Gegner hielt ihre Bedeutung für gering, wenn nicht sogar für nebensächlich.

Welche Faktoren waren für die außerordentliche Heftigkeit des Widerstandes gegen die Selektionstheorie verantwortlich? Es scheint so, als könne man dies nicht einem einzelnen Faktor zuschreiben, sondern als sei sie vielmehr durch die Reichweite der Gegenargumente bedingt. Niemand hat bisher alle Einwände, die erhoben wurden, zusammengestellt und analysiert, die bedeutenderen finden sich jedoch in den Schriften von Kellogg (1907), Delage und Goldsmith (1912), Plate (1925), Hertwig (1927), Tschulok (1922) und verschiedenen französischen Autoren, etwa Caullery, Cuénot, Vandel und Grassé. Seitens der Philosophen waren es Cassirer (1950) und Popper (1972), die Einwendungen vorbrachten. Im folgenden werden einige der wichtigsten Faktoren genannt, die zum Widerstand gegen die natürliche Auslese beitrugen.

Bedrohung des Gottesbeweises aufgrund der Zweckmäßigkeit

Die Erklärung der Vollkommenheit der Anpassung mit materialistischen Kräften (Selektion) entfernte sozusagen Gott aus seiner Schöpfung. Sie entkräftete das Hauptargument der Naturtheologie, so daß zu recht gesagt worden ist, die Naturtheologie als lebensfähiges Konzept sei am 24. November 1859 gestorben. Das verletzte aufs tiefste die Gefühle nicht nur der Theologen, sondern auch aller jener Naturforscher, deren grundlegende Weltanschauung die Naturtheologie war. Für sie war die Theorie der natürlichen Auslese durch und durch unmoralisch. Genau das meinte Sedgwick, als er gequält ausrief: „Die angebliche physikalische Philosophie von heute entkleidet den Menschen aller seiner moralischen Attribute.“ Dadurch, daß Darwins Theorie die Endursachen in Abrede stellt, so fuhr Sedgwick fort, „deutet sie auf ein demoralisierendes Verständnis seitens ihrer Verfechter hin. Was ist es, das uns das Empfinden für Recht und Unrecht vermittelt? Für Gesetz? Für Pflicht? Für Ursache und Wirkung?“ (Hull, 1973). Gott hatte der Welt einen Zweck gegeben, und die moralische Weltordnung war Teil dieses Zwecks. Ersetzte man diesen Zweck durch den automatischen Prozeß der natürlichen Auslese, so entfernte man nicht nur den Schöpfer aus unserem Weltall, sondern man zerstörte auch die Grundlagen der Moral.

Wie Sedgwicks Ausruf enthüllt, ging es also um viel mehr als um die Widerlegung von Paleys Begriff der geplanten Anpassung. K. E. von Baers (1876) Widerstand gegen Darwin ließ dies noch deutlicher werden. Von Baer war überzeugter Teleologe. Die organische Welt war nicht nur zweckmäßig (ein sehr beliebter Ausdruck bei Kant, im Sinn von gut angepaßt), sondern auch zielstrebig. Aufgrund der Existenz der Zielstrebigkeit, so behauptet er, geht die Anpassung der Bildung neuer Strukturen voraus, während nach Darwin die Anpassung das Resultat der Bildung von Strukturen durch die natürliche Auslese ist (1876, S. 332). Für einen Teleologen wohnt der Natur ein Trend zu größe-

rer Perfektion, zu fortwährend zunehmender Harmonie, inne. Wie auch Agassiz betonte, ließen sich Anzeichen für einen zugrundeliegenden Plan überall feststellen.

Ein derartiger Plan konnte nur durch die Existenz von Gesetzen verwirklicht werden, und in der Welt vor Darwin wurden mehrere solcher „Gesetze“ vorgeschlagen, etwa MacLeays Quinarianismus als Grundlage der Klassifikation oder Agassiz' dreifacher Parallelismus zwischen Ontogenie, Fossilienprogression und morphologischem Fortschritt (Bowler, 1977b).

Akzeptierte man den Evolutionsgedanken, so wurde die Frage einer wohlgeordneten Welt zu einem besonders akuten Problem. Wenn die Welt in einem einzigen Augenblick (oder in sechs Tagen) geschaffen worden und seitdem immer unverändert geblieben war, so konnte man ihre Harmonie als das Ergebnis eines wohldurchdachten Schöpfungsplans erklären. In einer sich entwickelnden und beständig verändernden Welt dagegen wurde die Erhaltung der Ordnung zu einem schwerwiegenden Problem. Für die frühen Evolutionisten (die Naturphilosophen, Lamarck und Chambers) war es axiomatisch, daß die Evolution eine „Aufwärts“bewegung war. Ein fortwährender Fortschritt führte von der ungeformten Materie und den einfachsten Organismen (Infusorien) zu höheren Lebewesen und gipfelte in der Entwicklung des Menschen. Akzeptierte man Evolution, so akzeptierte man damit als notwendiges Nebenprodukt auch eine kosmische Teleologie. Die Fähigkeit, eine verzeitlichte *Scala naturae* zu erklären, wurde somit um den Preis erkaufte, nunmehr die Endursachen erklären zu müssen. In der Tat war die Vorstellung der progressiven Evolution so beeindruckend, daß sie selbst dann, als sie für die Vertreter der Theorie der natürlichen Auslese kein Problem mehr darstellte, immer noch in weiten Kreisen ihre Glaubwürdigkeit beibehielt, und zwar nicht nur bei einem überraschend großen Teil der Biologen, sondern insbesondere unter Laien und Theologen. Der Kampf gegen die kosmische Teleologie („Notwendigkeit“) war das Hauptthema von Monods *Chance et Nécessité*, und dem gleichen Ziel dienten, explizite oder implizite, die Schriften aller Evolutionisten, die sich mit der sogenannten progressiven Evolution befaßt haben (zum Beispiel Simpson). Doch scheint es ein hoffnungslos schwieriges Unterfangen zu sein, jemanden, der mit den Evolutionsmechanismen nicht vertraut ist, davon überzeugen zu wollen, daß die Welt nicht prädeterminiert und – sozusagen – programmiert ist. „Wie können sich Mensch, Wale, Kolibris oder Honigbienen durch Zufall entwickelt haben?“ ist die Standardfrage, die einem sogar heute noch überraschend oft entgegengehalten wird. „Wenn die Welt keinem Zweck dient, ergibt sich daraus nicht, daß auch das Leben des Menschen keinen Zweck erfüllt?“ wird gefragt. Die Übernahme der natürlichen Auslese scheint die Menschen somit in ein ernstzunehmendes metaphysisches Dilemma zu stürzen [13].

In den sechziger und siebziger Jahren des 19. Jahrhunderts wurde die Situation noch durch den Kampf zwischen Liberalen und Konservativen unter den Theologen (wobei sich die Liberalen mit Darwins Denkweise zu arrangieren suchten) sowie zwischen Kirche und Staat verschärft. Für einige Evolutionisten, am allermeisten für Haeckel in Deutschland, lag die Hauptbedeutung der Evolution und der Widerlegung allen Finalismus darin, daß sie als Schrittmacher des Materialismus dienten. Weismann drückte dies folgendermaßen aus (1909, S. IV): „Mit dem Selektionsprinzip war das Rätsel gelöst, wie es denkbar sei, daß das Zweckmäßige ohne Eingreifen einer zwecksetzenden Kraft zustande kommt.“

Die natürliche Auslese beseitigte also nicht nur die Notwendigkeit der Existenz eines Architekten des Universums, sie bedeutete darüber hinaus auch das Ende der kosmi-

schen Teleologie (Finalismus). Mit der Zeit wurde deutlicher, daß der Ausdruck „teleologisch“ auf ein sehr heterogenes Gemisch von Erscheinungen angewandt worden war, von denen einige – allerdings nicht die kosmische Teleologie – gültige wissenschaftliche Prozesse sind (siehe Kapitel 2) [14]. Der Finalismus starb einen langsamen Tod, sogar in der Evolutionsbiologie, und wurde von einigen postdarwinschen Evolutionisten unter dem Begriff *Orthogenese* oder verwandten Konzepten noch einmal wieder zum Leben erweckt (siehe unten).

Die Veröffentlichung von Darwins *Origin of Species* hatte eine entscheidende Veränderung im Verhältnis zwischen Wissenschaft (Biologie) und Religion zur Folge, insbesondere in England. Bis 1859 galten Schöpfungsglaube, Naturtheologie, die auf dem Schöpfungsglauben beruhende idealistische Morphologie und andere erklärende Theorien, in denen Gott eine wichtige Rolle spielte, als legitime wissenschaftliche Theorien. In den Kontroversen standen sich also auf beiden Seiten Wissenschaftler gegenüber. Nach 1859 verschwanden religiöse Argumente rasch aus den Aussagen der Wissenschaftler und die Kontroverse wurde, wie Gillispie (1951) scharfsichtig dargelegt hat, zu einem Streit zwischen organisierter Religion (Kirchen) und Wissenschaftlern.

Die Macht des Essentialismus

Die natürliche Auslese ist für einen Essentialisten bedeutungslos, da sie niemals die zugrundeliegende Essenz berühren und lediglich Abweichungen vom Typus ausschalten kann. Für den Essentialisten ist die natürliche Auslese im großen und ganzen ein negativer Vorgang, der zwar ungeeignete Varianten ausmerzen, aber keine konstruktive Rolle spielen kann. Lyell bezog sich spezifisch auf die „rein eliminierende Kraft der natürlichen Auslese“ und postulierte, es bedürfe einiger wahrhaft schöpferischer Naturkräfte, um die höchsten Pflanzen, Tiere und den Menschen zu schaffen.

Es ist behauptet worden, die natürliche Auslese sei zwar von den Vitalisten abgelehnt (was richtig ist), dagegen aber von der Mehrheit der Mechanisten akzeptiert worden. Diese Behauptung wird durch die Tatsachen nicht gestützt. Praktisch alle experimentell arbeitenden Biologen waren Mechanisten und doch lehnten sie bis vor recht kurzer Zeit, genauer gesagt bis zur synthetischen Evolutionstheorie, die natürliche Auslese fast einstimmig ab. Nur diejenigen unter ihnen, die sich das Populationsdenken zu eigen gemacht hatten, übernahmen sie. Vor allem den Embryologen, die immer mit einem individuellen Organismus arbeiteten und sich bis vor kurzen niemals eingehend mit Populationen beschäftigt hatten, bereitete das Verstehen der natürlichen Auslese die größten Schwierigkeiten. Dies zeigt sich sehr deutlich in den Schriften von T. H. Morgan und E. B. Wilson, vor allem in denen Wilsons, der, wie Muller (1943, S. 35) schreibt, noch in den dreißiger Jahren dieses Jahrhunderts „nicht völlig bereit war, zuzugeben, daß das ‚Drunter und Drüber‘ eine angemessene Erklärung für organische Anpassungen liefern kann.“

Es gehört zu den Paradoxa des Fachgebiets, daß mehrere bekannte experimentell arbeitende Biologen, die gründlich mit der Selektionstheorie vertraut waren, in ihren evolutionären Analysen nichtsdestoweniger essentialistische Argumente benutzten. Dies gilt beispielsweise für zwei so hervorragende Biologen wie Waddington und Monod. Es war bezeichnend für die Physiker und Mathematiker, die an der Wistar-Konferenz teilnahmen (Moorhead und Kaplan, 1967).

Die Zweideutigkeit des Ausdrucks „Selektion“

Darwin selbst war mit dem Ausdruck „Selektion“ niemals richtig zufrieden, viele seiner Anhänger mochten ihn nicht, und seine Gegner kritisierten ihn und machten sich darüber lustig. Was Darwin später natürliche Auslese („natural-selection“) nannte, nannte er am 28. September 1838 „wedging“. „Man mag sagen, daß da eine Kraft ist, wie hunderttausend Keile („wedges“), die versuchen, jede Art von angepaßter Struktur in die Lücken im Haushalt der Natur zu zwingen“ (D, S. 135). Er übernahm den Ausdruck „Selektion“ zu Beginn des Jahres 1840, als ihm die Analogie mit der künstlichen Zuchtwahl der Züchter in den Sinn kam (Ospovat, 1979).

Limoges (1970, S. 144–146) weist richtig darauf hin, daß in der post-darwinschen Literatur erheblicher Zweifel über das Wesen der natürlichen Auslese bestanden. Ist es eine wirkende Kraft, ein Vorgang oder das Resultat eines Vorganges? Die größte Schwäche des Terminus liegt darin, daß er jemanden voraussetzt, der die Auslese vornimmt. Darwins Kritiker waren über seine ungenierte Personifizierung der Natur mächtig empört. An allen Stellen, an denen sich der Naturtheologe möglicherweise auf Gott berufen hätte, berief sich Darwin auf die Natur: „Die Natur ... fragt nichts nach dem Aussehen, es sei denn, daß es irgendeinem Wesen nütze; sie kann auf jedes innere Organ wirken, auf den kleinsten körperlichen Unterschied, auf die ganze Maschinerie des Lebens“ (*Origin*, S. 83). „Die natürliche Zuchtwahl ist täglich und stündlich dabei, allüberall in der Welt die geringsten Veränderungen aufzuspüren“ (S. 84). Hatte Darwin nicht den Gott der Bibel nur abgesetzt, um ihn durch einen neuen Gott, die Natur, zu ersetzen?

Das Unbehagen seiner Freunde gegenüber dem Ausdruck „natürliche Auslese“ veranlaßte Darwin dazu, in späteren Auflagen von *Origin of Species* Spencers Metapher vom „Überleben der Geeignetsten“ zu übernehmen. Dies war eine recht unglückliche Entscheidung, denn nunmehr wurde der Einwand erhoben, die gesamte Theorie der natürlichen Auslese beruhe auf einer Tautologie. „Wer überlebt? Die Geeignetsten.“ „Wer sind die Geeignetsten? Diejenigen, die überleben.“ Natürlich sagte Darwin niemals etwas dergleichen. Er sagte lediglich, daß unter den unzähligen Variationen, die in jeder Art vorkommen, solche „die für ein Wesen in dem großen, verwickelten Kampf ums Dasein irgendwie nützlich sind, im Laufe von Tausenden von Generationen auftreten sollten“ (*Origin*, S. 80) und daß „Individuen, die auch nur den geringsten Vorteil vor anderen besitzen, mit größter Wahrscheinlichkeit diese anderen überleben und ihresgleichen hervorbringen werden“ (S. 81). An dieser Feststellung ist nichts zirkulär. Williams (1973 b) sowie Mills und Beatty (1979) analysierten die logische Grundlage von Darwins Beweisführung und kamen gleichfalls zu dem Schluß, daß sie keine Tautologie enthält (siehe aber Caplan, 1978).

In den darauffolgenden Jahren ist wiederholt der Versuch gemacht worden, einen besseren Ausdruck als natürliche Auslese oder Überleben der Geeignetsten zu finden, allerdings ohne Erfolg. Darwin selbst dachte an „natürliche Erhaltung“ (*natural preservation*), aber auch diesem Terminus gelang es nicht, die durch das Alternieren von genetischer Rekombination und Fortpflanzungserfolg bedingte schöpferische Komponente der natürlichen Auslese zum Ausdruck zu bringen. Dieser schöpferische Aspekt der natürlichen Auslese ist von Julian Huxley, Dobzhansky und anderen jüngeren Evolutionisten besonders hervorgehoben worden. Die moderne Generation der Biologen hat sich inzwischen derart an den Ausdruck „natürliche Auslese“ gewöhnt, daß sie die Bedenken der darwinschen Epoche ihm gegenüber nicht mehr teilt.

Evolution durch Zufall

Darwins Theorie lehnte die Existenz eines finalistischen Faktors bei der Verursachung des evolutiven Wandels kompromißlos ab, und dies verstärkte den Widerstand vieler gegenüber der natürlichen Auslese. Die meisten seiner Zeitgenossen konnten sich lediglich eine einzige Alternative zur teleologischen Determiniertheit vorstellen, nämlich den Zufall. In der Tat haben bis in die heutige Zeit viele Wissenschaftler und Philosophen die Selektion mit dem Argument abgelehnt, es sei undenkbar, daß „die wundervolle Harmonie der Lebewesen“ nur durch den Zufall bedingt sein könne. Diejenigen, die diesen Einwand erhoben, übersahen, daß die natürliche Auslese ein Zwei-Schritte-Vorgang ist. Beim ersten Schritt, der Erzeugung genetischer Variabilität, ist in der Tat der Zufall der alles beherrschende Faktor. Das Ordnen dieser genetischen Variabilität durch die Auslese beim zweiten Schritt ist jedoch alles andere als ein zufälliger Prozeß. Ebenso wenig ist die Auslese, wie gelegentlich behauptet worden ist, etwas, das zwischen Zufall und Notwendigkeit steht; sie ist vielmehr etwas völlig Neues, das sich dem Dilemma einer Wahl zwischen diesen beiden Prinzipien entzieht. Niemand hat dies besser zum Ausdruck gebracht als Sewall Wright (1967, S. 117): „Der Darwinsche Prozeß des fortwährenden Ineinanderspiels eines zufälligen und eines selektiven Vorganges steht nicht auf halbem Wege zwischen reinem Zufall und reinem Determinismus, sondern ist in seinen Konsequenzen gänzlich verschieden von beiden.“

Es ist bemerkenswert, wie generell die Tatsache übersehen wird, daß Darwin mit der natürlichen Auslese ein völlig neues und revolutionäres Prinzip eingeführt hatte, auf das der Einwand, seine Theorie verlasse sich ganz und gar auf den Zufall, keinesfalls zutrifft. Darwin scheint dies selbst von Zeit zu Zeit vergessen zu haben, da er einmal gestand, er sei sehr besorgt über „die außerordentliche Schwierigkeit oder eher Unmöglichkeit, dieses immense und wundervolle Universum ... als das Resultat blinden Zufalls oder der Notwendigkeit zu begreifen“ (1958, S. 92), als ob dies die einzigen zwei verfügbaren Optionen seien.

Die natürliche Auslese ist besonders für Physiker immer rätselhaft gewesen, da sie so völlig anders ist als physikalische Theorien und Gesetze. Sie ist weder streng deterministisch noch erlaubt sie Vorhersagen; sie ist vielmehr probabilistisch mit einem starken stochastischen Element. Ob man einen derart undisziplinierten Vorgang mag oder nicht, ist nicht relevant. Tatsache ist, daß er in der Natur vorkommt und für das Schicksal von Genotypen von überwältigender Bedeutung ist.

Methodologische Einwände gegen die natürliche Auslese

Nicht nur wissenschaftliche Einwände wurden gegen die Theorie der natürlichen Auslese erhoben. Man muß sich daran erinnern, daß Prinzipien und Methodik der Evolutionsbiologie in *Origin of Species* zum ersten Mal der Welt vorgestellt wurden. Nahezu alle Gegner Darwins waren Mathematiker, Ingenieure, Physiker, Philosophen, Theologen oder solch andere Gelehrte, deren Kenntnis der Biologie bedauernswert begrenzt war. Dennoch fühlten sie, daß die Evolution ein hinreichend bedeutender Gegenstand war, um zu rechtfertigen, daß sich jedermann an ihrer Erörterung beteiligte. Da sie keine wissenschaftlichen Argumente vorbringen konnten, behaupteten sie stattdessen, Darwin habe gegen die Regeln verlässlicher wissenschaftlicher Methodik verstoßen (Hull, 1973):

Seine Arbeit sei spekulativ, hypothetisch, voreilig und beruhe lediglich auf Indizien. Sie kritisierten seine Schlußfolgerungen mit dem Argument, er sei nicht durch Induktion zu ihnen gelangt, was ihrer Behauptung nach „die einzige solide wissenschaftliche Methode“ war. Darüber hinaus wurde immer wieder erklärt, die Evolutionstheorie sei inakzeptabel, da sie sich nicht auf Experimente gründe (sogar noch 1922 von Bateson). Es hieß, Beweismaterial auf der Grundlage von Vergleich und Beobachtung sei nicht wissenschaftlich; es mußte experimentelles Beweismaterial sein.

Diese kritischen Einwände beruhten alle auf der Annahme (die man heute als falsch erkannt hat), daß Phänomene und Vorgänge, die zeiterzeugte Information enthalten, mit denselben Methoden erforscht werden müßten wie rein funktionale Vorgänge. Allgemeiner ausgedrückt: Sie gingen davon aus, daß die Methoden, die sich in den exakten Wissenschaften mit ihrem sehr begrenzten Universum von Erscheinungen als brauchbar erwiesen haben, für alle Wissenschaft vollauf ausreichend seien. Die Kritiker, die Darwin beschuldigten, er folge nicht den angemessenen wissenschaftlichen Methoden und bringe keine absolut unumstößlichen Beweise vor, erkannten nicht, daß die Wissenschaft in der Mitte des 19. Jahrhunderts eine methodologische Revolution erlebte. Darwins konsequente Anwendung der hypothetisch-deduktiven Methode (Ghiselin, 1969) trug viel dazu bei, das Ansehen dieser Methode zu begründen und führte zu einer Überprüfung der Kriterien, die zum Beweis der Gültigkeit einer Theorie erforderlich sind (siehe Kapitel 2). Niemand bewies so eindeutig wie Darwin, wie sehr sich die Theoriebildung in der Biologie in vielen Aspekten von derjenigen der klassischen Physik unterscheidet (Hull, 1973; Hodge, 1977; 1981).

Historische Darstellungen (historical narratives) lassen sich, wenn überhaupt, nur selten experimentell testen. Man kann jedoch über sie „spekulieren“, wie Darwin gesagt haben würde, d.h. man kann auf der Grundlage von Beobachtungen Hypothesen formulieren, die durch weitere Beobachtungen getestet werden können. Und das tat Darwin unablässig. Darwins Spekulieren war ein höchst diszipliniertes Verfahren, das er, wie jeder moderne Wissenschaftler das heute tut, dazu benutzte, um der Überprüfung weiterer Beobachtungen und womöglich auch der Planung von Experimenten eine neue Richtung zu geben.

Der bei weitem wichtigste Punkt, in dem Darwins Methodik von der Tradition abwich, war, daß er die Berechtigung von Warumfragen demonstrierte. Evolutionäre Ursachen können *ausschließlich* durch das Stellen von Warumfragen analysiert werden. „Warum ist ein Blatinsekt grün?“, ist nicht eine Frage nach Zweckursachen, sondern nach vergangenen (oder gegenwärtigen) Selektionsdrücken. „Warum sind die Tiere der Galápagosinseln enger mit den Tieren Südamerikas verwandt als mit denen anderer Pazifikinseln?“ ist eine weitere völlig legitime wissenschaftliche Frage. Die hypothetische Antwort, daß die Fauna die Inseln durch transozeanische Kolonisation erreicht haben mußte, erlaubte Voraussagen aller Art, zum Beispiel die, daß diese Fauna mit größter Wahrscheinlichkeit von dem nächstgelegenen Ursprungsgebiet (Südamerika) kam, oder daß flugunfähige Tiere (solange sie nicht über besondere Ausbreitungsmittel verfügten), sehr viel größere Schwierigkeiten haben dürften, Inseln zu erreichen als fliegende Tiere; tatsächlich sind Landsäugetiere auf echten Inseln selten oder fehlen völlig, Fledermäuse jedoch sind bis zu den meisten von ihnen vorgedrungen.

Durch seine neue Methodologie übertrug Darwin den gesamten Bereich der letzten Ursachen von der Theologie auf die Wissenschaft. Er war sich dieser Tatsache völlig bewußt. Hinsichtlich einer Gruppe von Erscheinungen nach der anderen fragte er, „läßt

sich dies besser durch (spezielle) Schöpfung oder als Resultat der Evolution durch gemeinsame Abstammung erklären?“ (Gillespie, 1979).

Das Fehlen von Beweisen

Selbst einige von Darwins glühendsten Anhängern gaben zu, daß die Theorie der natürlichen Auslese fast ausschließlich auf deduzierender Beweisführung beruhte. Seine Gegner nannten diese Methode reine Spekulation und verlangten induktive oder experimentelle Beweise. Doch Darwin konnte nicht sehr viel mehr vorweisen als die Analogie zur künstlichen Auslese. Allerdings war es, wie T. H. Huxley zugab, keinem Züchter jemals gelungen, durch Auslese eine neue, fortpflanzungsmäßig isolierte Art zu erzeugen. Köl liker nannte die am stärksten abweichenden Hunde- und Taubenrassen „pathologisch“ und bestand mit Recht darauf, daß sie in der Natur niemals überleben würden.

Die Entdeckung der Mimikry durch H. W. Bates (1862) kam wie ein Geschenk Gottes, und Darwin schrieb sofort eine freudige und höchst lobende Besprechung darüber. Bates hatte beobachtet, daß jede Art oder geographische Rasse der ungenießbaren (wenn nicht giftigen) heliconiden Schmetterlinge dort, wo sie auftrat, mit einer oder mehreren Arten eßbarer Schmetterlinge assoziiert war, die sie in der Färbung nachahmten (Bates'sche Mimikry). Aber noch mehr als das! Wenn eine heliconide Art geographisch variierte (und die meisten von ihnen tun das, häufig sogar in sehr auffälliger Weise) machten ihre mimetischen Satelliten genau dieselben Veränderungen durch wie ihre ungenießbaren Vorbilder. Bates (1862, S. 512) kam richtig zu dem Schluß, daß diese Art von Variation nur durch die „natürliche Auslese“ bedingt sein konnte, „wobei die Auslese von den insektenfressenden Tieren vorgenommen wird, die allmählich jene ‚sports‘ oder Variationen zerstören, die [ihren Modellen] nicht ähnlich genug sind, um sie zu täuschen.“ Die geographische Variation der Schmetterlinge, von der ein Teil sehr graduell vor sich geht, zeigte außerdem, daß die Mimikry nicht durch größere Saltationen erworben worden war, sondern allmählich durch natürliche Auslese. Dies Ergebnis wurde später durch die genetische Analyse bestätigt [15].

Bates brillante naturgeschichtliche Forschung wurde bald durch die Funde anderer Forscher bestätigt. Wallace entdeckte eine ähnliche Situation bei den indomalayischen papilioniden Schmetterlingen, und noch heute werden jedes Jahr neue Fälle verschiedener Arten von Mimikry entdeckt. Die wichtigste Ausweitung des Mimikry-Prinzips ist Fritz Müller (1879) zu verdanken, der zeigte, daß gegenseitige Mimikry auch unter ungenießbaren oder giftigen bzw. hochgiftigen Tieren vorkommen kann (etwa Wespen und Schlangen) (Müller'sche Mimikry). Da ihre potentiellen Räuber allem Anschein nach lernen müssen (wenigstens zum Teil), welche Farbmuster zu vermeiden sind, zahlt es sich für eine Gemeinschaft von Besitzern einer Warnfärbung aus, sich in einer gegebenen Region ein einziges Muster zuzulegen. Es besteht ein Selektionsvorteil für jedes Mitglied der Gemeinschaft, das dieses Warnfarbmuster besitzt. So ist es nicht überraschend, daß den Erfordernissen der natürlichen Auslese entsprechend, alle zu einem einzigen Müllerschen Komplex gehörenden Arten geographisch in paralleler Weise variieren (Turner, 1977).

Erhebliche Forschungsarbeit ist in der Evolutionsbiologie, insbesondere nach 1930, darauf verwandt worden, den Selektionswert verschiedener Pflanzen- und Tierattribute zu bestimmen (Kapitel 12).

Unmöglichkeit der Falsifikation

Nach Popper sind nur „falsifizierbare“ Theorien wissenschaftlich. Nach Ansicht verschiedener Philosophen, die die natürliche Auslese ablehnen, ist es jedoch unmöglich, irgendwelche Behauptungen, die im Namen der natürlichen Auslese aufgestellt werden, als falsch nachzuweisen. Hier muß man zwischen der Selektionstheorie als solcher und der Anwendung der natürlichen Auslese auf spezifische Fälle unterscheiden. Sobald man es mit spezifischen Fällen zu tun hat, kann man Vorhersagen machen, die im Prinzip dadurch falsifiziert werden können, daß man sie im Vergleich zu mehreren anderen Annahmen überprüft. Nebenbei gesagt ist es auch richtig, daß mehrere zeitgenössische Philosophen die Falsifizierbarkeit als einziges Kriterium in Frage stellen. Und schließlich hat das Argument der Nicht-Falsifizierbarkeit hier kein großes Gewicht, da nur wenige Neo-Darwinisten (wenn überhaupt einer) jemals behauptet haben, jede Komponente des Phänotypus und jeder evolutive Wandel seien das Resultat einer *ad hoc*-Auslese.

Ideologischer Widerstand

Es war unvermeidlich, daß das Konzept der natürlichen Auslese schließlich auch auf den Menschen angewandt wurde. Dies hatte verschiedene Exzesse zur Folge (etwa Rassismus), aber auch die entgegengesetzte Behauptung, die Annahme genetischer Unterschiede von selektiver Signifikanz beim Menschen sei mit dem Prinzip der Gleichheit unvereinbar. Extremer Egalitarianismus führte zur Herausbildung stark milieutheoretischer Schulen, insbesondere in der amerikanischen Anthropologie und in der behavioristischen Psychologie. So edel diese Bewegungen in ihrer zugrundeliegenden Ideologie auch waren, und so notwendig sie vielleicht auch im Kampf gegen Rassismus und gesellschaftliche Vorurteile sein mochten, die wichtigsten Thesen dieser Schulen waren durch keinerlei konkrete Beweise untermauert, sondern gründeten sich auf ein unbiologisches Konzept der Gleichheit. Die Lage verschlimmerte sich, als der Lysenkoismus in der UdSSR sein häßliches Haupt erhob und als gewisse marxistische Gruppen in den westlichen Ländern sich entschlossen, die Genetik anzugreifen und die Milieutheorie zu unterstützen. Einige Angriffe gegen die Soziobiologie in den letzten Jahren entsprangen derselben Ideologie. Die Verknüpfung von Darwins Namen mit Herbert Spencers Sozialdarwinismus wirkte sich ebenfalls nachteilig auf die Annehmbarkeit der natürlichen Auslese aus (Hertwig, 1921; Freeman, 1974; Nichols, 1974; Greene, 1977; Banister, 1979).

Empirische Einwände

Auf Grund ihrer Beobachtungen erhoben die Erforscher der organischen Vielfalt einige Einwände gegen die natürliche Auslese. Von der These des Überlebens der überlegenen Individuen und der allmählichen Veränderung von Populationen ausgehend, behaupteten sie, sollte man eine vollständige Kontinuität in der Natur erwarten. Tatsächlich fand man jedoch nichts als Diskontinuitäten vor: Alle Arten sind voneinander durch unüberbrückbare Lücken getrennt; Zwischenstufen zwischen den Arten werden nicht beobach-

tet. Wie hätte sich die Sterilitätsschranke zwischen den Arten jemals durch allmähliche Selektion entwickelt haben können? Auf der Ebene der höheren Kategorien war das Problem sogar noch gravierender. Höhere Taxa, wie Vögel und Säugetiere, oder Käfer und Schmetterlinge, sind bei weitem zu verschieden voneinander, sagten die Skeptiker, als daß die Erklärung ihrer Entstehung durch allmähliche Evolution durch die natürliche Auslese möglich wäre. Außerdem, wie kann die Auslese den Ursprung neuer Strukturen wie Flügel erklären, da die beginnenden neuen Organe keinen Selektionswert haben können, solange sie nicht groß genug sind, um vollauf funktional zu sein? Und schließlich: Welche Rolle kommt den sehr geringfügigen Unterschieden zwischen den Individuen einer Population zu, die bei aller allmählichen Evolution (einschließlich der geographischen Variation) zu sehen sind, wenn sie, so hieß es, bei weitem zu klein sind, um von selektiver Bedeutung zu sein? Die Verfechter der allmählichen Evolution mußten diese Einwände widerlegen können und Beweise für eine beachtliche Liste von Voraussetzungen ihrer Theorie vorbringen: *

1. Vorhandensein eines unerschöpflichen Vorrats an individueller Variation;
2. Vererbbarkeit individueller Variation;
3. Evolutive Bedeutung des Selektionsvorteils sogar der geringfügigsten Variation;
4. Unbegrenztheit der Reaktion auf die Selektion;
5. Erklären der größeren evolutiven Neuheiten und des Ursprungs höherer Taxa durch allmähliche Variation.

Weder Darwin noch seine Anhänger waren anfangs in der Lage, dieses Beweismaterial vorzubringen. Folglich wurden die traditionellen Einwände bis in die neuere Zeit immer wieder von neuem erhoben, am heftigsten von Schindewolf (1936), Goldschmidt (1940) und einigen französischen Zoologen (Boesiger, 1980). Erst zur Zeit der Neuen Systematik demonstrierten Rensch, Mayr und andere Systematiker die Entstehung der Diskontinuitäten im Sinne der Populationstheorie (Mayr, 1942; 1963), während die Genetik die Beweise für die Variation lieferte, welche zum Wirken der natürlichen Auslese notwendig ist.

Alternative Evolutionstheorien

Das Akzeptieren der Evolutionstheorie stellt alle, die Darwins erklärendes Prinzip, d.h. die natürliche Auslese, ablehnten, vor ein Dilemma. Was sonst konnte der die Evolution kontrollierende Faktor (oder die Faktoren) sein, wenn es nicht die natürliche Auslese war? In den achtzig Jahren nach 1859 wurden viele alternative Erklärungen vorgeschlagen und waren während jener Epoche sogar weitaus populärer als die natürliche Auslese. Um das Meinungsklima nicht falsch darzustellen, möchte ich hervorheben, daß die natürliche Auslese nicht ganz und gar verdammt wurde. Viele Biologen gestanden zu, daß „selbstverständlich natürliche Auslese vorkommt, aber sie kann nicht der einzige ursächliche Faktor der Evolution sein, weil allzu viele evolutive Erscheinungen mit ihr nicht erklärt werden können“. Man muß sich daher daran erinnern, daß das bloße Akzeptieren eines gewissen Umfangs an Selektion einen Autor noch nicht zum Darwinisten machte, solange er gleichzeitig die Existenz anderer kontrollierender Faktoren für die Evolution akzeptierte. Die drei Thesen Darwins und der Neo-Darwinisten, die den Anti-Darwinisten besonders inakzeptabel erschienen, waren Gradualismus, die Ableh-

nung der Vererbung erworbener Eigenschaften und die Ablehnung des Finalismus (Teleologie). Die verschiedenen antidarwinistischen Thesen lassen sich daher danach einteilen, gegen welche dieser drei Komponenten von Darwins Theorie sie spezifisch gerichtet waren. Sie werden unter den folgenden drei Überschriften erörtert:

1. saltationistische Theorien,
2. neo-lamarckistische Theorien und
3. orthogenetische Theorien (Kellogg, 1907; Mayr und Provine, 1980).

Saltationistische Theorien

Frühe Theorien, die Darwins Gradualismus ablehnend gegenüberstanden (His, Kölliker und andere), sind bereits erörtert worden (siehe oben). Sie hatten in den sechziger bis achtziger Jahren des 19. Jahrhunderts relativ wenig Anhänger. Nach 1894 jedoch gewannen saltationistische Theorien rasch an Popularität und waren zu Beginn des 20. Jahrhunderts unter dem Namen „Mutationismus“ vorherrschend. Die Rolle dieser Theorien in den Kontroversen des 20. Jahrhunderts wird in Kapitel 12 zu erörtern sein.

Neo-lamarckistische Theorien

Der entschiedenste und erfolgreichste Widerstand gegen den Darwinismus kam von seiten solcher Theorien, die gewöhnlich unter dem Namen „Neo-Lamarckismus“ zusammengefaßt werden [16]. Paradox an dieser Bezeichnung ist, daß die Hauptkomponente von Lamarcks Theorie, daß nämlich die Evolution ein finalistisches Element enthält, welches die phyletischen Linien der Organismen zu immer größerer Vollkommenheit führt, keineswegs die wichtigste These des Neo-Lamarckismus ist. Der Neo-Lamarckismus hatte zwei wichtige Vorstellungen mit Lamarck gemein: Zum einen, daß Evolution „vertikale“ Evolution ist, die aus einer Verbesserung der Anpassung besteht (wobei der Ursprung der Vielgestaltigkeit vernachlässigt oder völlig außer acht gelassen wird), und zum andern, daß erworbene Merkmale eines Individuums vererbt werden können (indirekte Vererbung). Der Neo-Lamarckismus kann daher ebenso als eine Vererbungstheorie wie auch als eine Evolutionstheorie angesehen werden; daher enthält Kapitel 16 eine Erörterung der indirekten Vererbung.

Der Gedanke, daß die Umgebung einen entscheidenden Einfluß auf die charakteristischen Eigenschaften eines Organismus ausübt, geht auf alte volkstümliche Überzeugungen zurück. Der Gedanke war bei den Philosophen, insbesondere in der Zeit vor und während der Aufklärung außerordentlich beliebt (Locke, Condillac). Unter englischen Autoren ist David Hartley (1749) ein gutes Beispiel eines extremen Anhängers der Milieutheorie. Daß „Veränderungen in den Lebensbedingungen“ stark zur „Variation des Typus“ beitragen, wurde von Buffon, Linnaeus, Blumenbach und Lamarck akzeptiert, die alle in größerem oder geringerem Maße auch den Gedanken vertraten, solche erworbenen Merkmale könnten vererbt werden. Blumenbach zum Beispiel glaubte, die dunkelhäutigen menschlichen Rassen seien von hellhäutigen Rassen abgeleitete Varianten, und zwar durch Einwirkung des starken tropischen Sonnenlichts auf die Leber. Darwin war keine Ausnahme (siehe Kap. 16). Er glaubte an einen gewissen Effekt von Gebrauch

und Nichtgebrauch und dessen Vererbung und übernahm die Theorie der Pangenesis, um dies zu erklären. Verglichen mit der Auslese schrieb er dem jedoch nur eine geringe Rolle für die Evolution zu.

Der Ausdruck „Neo-Lamarckismus“ bezeichnet eine außerordentlich heterogene Gruppe von Ideen. Keine zwei Vertreter des Neo-Lamarckismus hatten völlig gleiche Ansichten, doch würde es zu weit führen, ihre verschiedenen Theorien im einzelnen zu beschreiben. Eine von ihnen, manchmal als Geoffroyismus bezeichnet, schreibt den evolutiven Wandel dem direkten Einfluß der Umgebung zu. Obgleich Lamarck das Auftreten einer solchen unmittelbaren Induktion ausdrücklich abgelehnt hatte, zählte man dennoch diejenigen, die gegen Ende des 19. Jahrhunderts von einem solchen Prozeß überzeugt waren, unter die Neo-Lamarckisten. Viele Naturforscher glaubten, dieser Prozeß gehe gleichzeitig mit der natürlichen Auslese vor sich. Sie argumentierten zum Beispiel, die allmähliche geographische Variation könne nicht anders erklärt werden als durch Umweltinduktion. Der Geoffroyismus hatte insbesondere in den ersten Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts viele Anhänger, und zwar als eine „Oppositionspartei“ gegen den Mutationismus, der sich auf diskontinuierliche Saltationen als die einzige Quelle evolutiven Wandels berief. Die Umweltinduktion schien die einzige Möglichkeit zu sein, die allmähliche Variation, wie die Naturforscher sie überall beobachteten, zu erklären.

Hervorragend unter den neo-lamarckistischen Theorien waren Vorstellungen über Gebrauch und Nichtgebrauch, kombiniert mit der Vererbung erworbener Eigenschaften. Dies trifft auf Copes „Gesetz von Wachstum und Anstrengung“ zu, demzufolge ein Körperteil, der in einer neuen Umweltsituation brauchbarer geworden war, in jeder Generation stärker anwachsen und damit immer besser an seine Umwelt angepaßt würde. Dies ist einigen von Lamarcks Ideen natürlich sehr ähnlich. Der vorgeschlagene Mechanismus für einen solchen Vorgang war, „daß die Keimzellen auf eine dem Gedächtnis analoge Weise eine Aufzeichnung der vergangenen Anstrengungen der Wachstumskraft in sich tragen“ (Bowler, 1977 a, S. 260). Hier hatte Cope einen Mechanismus, der auf natürliche Weise und ohne Rückgriff auf Zweckmäßigkeit oder übernatürliche Kräfte Adaptation produzieren würde. Die meisten amerikanischen Evolutionisten vor 1900 waren Neo-Lamarckisten.

Viele neo-lamarckistische Theorien berufen sich auf geistige Kräfte. Dies begann mit Lamarcks eigenen „Anstrengungen“ zur Befriedigung von „Bedürfnissen“ („besoin“ irrtümlich übersetzt als „Wunsch“, neue Strukturen zu erzeugen); Cope und andere Neo-Lamarckisten erwähnen „Bewußtsein“; ihren Gipfelpunkt erreicht diese Bewegung in Paulys Psycho-Lamarckismus, der wiederum einen beträchtlichen Einfluß auf Boveri und Spemann ausübte (Hamburger, 1980). Bezeichnend für alle neolamarckistischen Theorien war das Postulat, das von einer Generation Erfahrene könne der nächsten Generation übermitteln und Teil ihres Erbgutes werden. Folglich vertraten alle Neo-Lamarckisten die Vererbung erworbener Eigenschaften. Solange die Natur des genetischen Materials noch unbekannt war, erklärte der Neo-Lamarckismus die Anpassung weit besser als der vom Zufall bestimmte Prozeß der ziellosen Variation und Auslese. Sobald Minimutationen und die Rekombination als das genetische Material der Evolution erkannt und die Annahme der indirekten Vererbung widerlegt worden waren, erfolgte sehr rasch eine Bekehrung der jüngeren Neo-Lamarckisten zum Darwinismus.

Orthogenetische Theorien

Die dritte Gruppe anti-darwinistischer Theorien, deren Wurzeln ebenfalls bis weit in die Vergangenheit zurückreichen, beruht auf der Vorstellung, daß die Evolution irgendwie durch eine finalistische Komponente bedingt sei [17]. Obgleich die *scala naturae* statisch war und obgleich der Autor der Schöpfungsgeschichte gewiß ganz und gar nicht an Evolution dachte, als er Gott am sechsten Schöpfungstag den Menschen schaffen ließ, ist nichtsdestoweniger in beiden Fällen eine notwendige Sequenz von niedriger zu höher impliziert. In der Tat war die Annahme einer Art kosmischer Teleologie unter den Philosophen und in vielen Religionen sehr weit verbreitet.

Erasmus Darwin sah in „der Fähigkeit, sich fortgesetzt zu verbessern“ eine der grundlegenden Eigenschaften des Lebens selbst: „Wäre es da zu dreist, sich vorzustellen, daß in der langen Zeit seit der Erschaffung der Erde, vielleicht Millionen von Zeitaltern vor dem Beginn der Menschheitsgeschichte, alle warmblütigen Tiere von einem lebenden Fäserchen (filament*) ihren Ausgang nahmen, das der ‚Erste große Urheber‘ (The first great Cause*) mit Tierwesenheit durchtränkte, mit dem Vermögen, neue Teile zu erwerben, mit neuen Neigungen ausgestattet, geleitet durch Reize, Empfindungen, Schlüsse und Verbindungen, und so im Besitz der Fähigkeit, sich fortwährend durch die eigene innewohnende Aktivität zu verbessern und diese Verbesserungen durch Zeugung an die Nachkommenschaft weiterzugeben, eine Welt ohne Ende?“ (1769, I, S. 509).

Für Lamarck war die Evolution eindeutig eine Bewegung in Richtung auf immer größere Perfektion, und die Progressionisten unter den Geologen sahen in der Schöpfung jeder neuen Fauna und Flora ebenfalls einen Aufwärtstrend, der dafür sorgen würde, daß das organische Leben weiterhin in perfekter Weise an die sich wandelnden Bedingungen der Umwelt auf der Erde angepaßt ist (Agassiz, 1857; Bowler, 1974b). Dabei ist es unwesentlich, ob der vermutete Mechanismus in einer Reihe von „Gesetzen“ bestand, die automatisch die perfekte Anpassung sicherstellen würde, oder aber in der fortwährenden unmittelbaren Aufmerksamkeit des Schöpfers; das Endergebnis war das gleiche: eine stetige Bewegung auf die Vollkommenheit hin.

Teleologisches Denken war in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts außerordentlich weit verbreitet. Für Agassiz und andere Progressionisten spiegelte die Aufeinanderfolge der Fossilienfaunen lediglich die Reifung des Schöpfungsplans im Geist des Schöpfers wider. Sowohl theistische als auch deistische Philosophen mußten die universelle Wirkung von Zweckursachen in der Natur vertreten, da dies der wichtigste, wenn nicht sogar der einzige Beweis für die Existenz eines Schöpfers war. Theisten wie Sedgwick und K. E. von Baer sahen überall in der Natur einen Zweck. In einer Besprechung von Darwins *Origin of Species* schrieb von Baer: „Mein Ziel ist es, die Teleologie zu verteidigen, [da] natürliche Kräfte koordiniert oder gelenkt werden müssen. Kräfte, die nicht gerichtet sind, sogenannte blinde Kräfte, können niemals Ordnung erzeugen ... Wenn die höheren Formen des Tierlebens in einer kausalen Beziehung zu den niedrigeren stehen, sich aus ihnen entwickeln, wie können wir dann leugnen, daß die Natur einen Zweck oder Ziele hat?“ Auch Louis Agassiz lehnte sarkastisch die Wirksamkeit blinder Kräfte ab. Sogar Darwin hatte ursprünglich den Finalismus akzeptiert, daher seine bemerkenswerte Aussage (*Notebook*, B, S. 169): „Wenn alle Menschen tot wären, dann werden die Affen zu Menschen. Die Menschen zu Engeln.“ Wie Herbert (1977, S. 199, 200) darlegt, gab Darwin aufgrund seines Studiums der geographischen Variation bald jegliche orthogenetischen Vorstellungen auf. Beim Vergleich von vikariierenden Arten

fand er keinen Beweis für notwendige, eingebaute progressive Trends. Und nachdem er die natürliche Auslese angenommen hatte, brauchte er kein finalistisches Prinzip mehr.

Von den zahlreichen Verfechtern eines finalistischen Prinzips in der Evolution entwickelten Nägeli (1865; 1884) und Eimer (1888) die kunstvollsten Theorien. Diese beruhten entweder auf der Annahme, daß in allem organischen Leben ein vervollkommnendes Prinzip immanent sei oder daß die (genetische) Konstitution allen Organismen Grenzen auferlege, und zwar in der Weise, daß die Evolution lediglich in mehr oder weniger geradliniger Weise voranschreiten kann. Eimer übernahm einen Terminus, der zuerst von Haacke vorgeschlagen worden war, und nannte das vervollkommnende Prinzip *Orthogenese*; andere Biologen und Philosophen prägten andere Namen für im wesentlichen dieselbe postulierte Kraft in der Evolution: Berg, *Nomogenese*; Henry Fairfield Osborn, *Aristogenese* und Teilhard de Chardin, *Omegaprinzip*. Der Glaube an irgendeine Art von innerer, richtunggebender Kraft war besonders unter den Paläontologen weit verbreitet, sahen sie doch überall Hinweise auf evolutionäre Trends, die sich über Millionen, wenn nicht zehn oder Hunderte von Millionen Jahren erstreckten. Hierher gehört auch die These, – unter den Anthropologen weit verbreitet –, daß die menschliche Evolution notwendigerweise eine definitive Reihe von Stadien durchmacht (White, 1959).

Die Vorstellungen über eine Kausalität des orthogenetischen Prinzips waren recht verschwommen und ungewiß. Einige sahen in der Evolution lediglich das Entfalten des Potentials einer im wesentlichen unveränderlichen Essenz, „Entwicklung“ im buchstäblichsten Sinne. Es war, so könnte man sagen, eine Anwendung des Präformationsprinzips (der Embryologie) auf die Evolution. Dies war im wesentlichen die Denkweise von Louis Agassiz, der sich der Genetiker Bateson noch 1914 anschloß. Andere beriefen sich auf mysteriöse Gesetze als Ursache der orthogenetischen Evolution: „Die Evolution von Organismen ist das Resultat gewisser ihnen inhärenter Prozesse, die auf Gesetzen beruhen. Zweckvolle Struktur und Handlung sind daher eine grundlegende Eigenschaft des Lebewesens“ (Berg, 1926, S. 8). Diese Aussage erklärt natürlich gar nichts. Eimer machte den Versuch, sich von einem immanenten teleologischen Prinzip zu befreien, indem er vorschlug, die Umgebung lenke die Variation, aber die angemessene Reaktion des Organismus beruhe immer noch auf einer immanenten teleologischen Fähigkeit.

Die Darwinisten lehnten aus einer Reihe von Gründen jeden inneren richtunggebenden Mechanismus oder jedes zweckgerichtete Prinzip ab. Erstens, weil die Vertreter der Orthogenese außerstande waren, einen vernünftigen Mechanismus anzugeben, der mit einer chemisch-physikalischen Erklärung zu vereinbaren war. Zweitens, da eine genauere Untersuchung solcher Trends unweigerlich zahlreiche Unregelmäßigkeiten und gelegentlich sogar völlige Umkehrungen ergab (Simpson, 1953). Schließlich auch deshalb, weil beim Aufspalten von Evolutionslinien die Tochterlinien sehr verschiedene Trends haben können, wobei eine gelegentlich sogar den vorherigen Trend umkehren kann. Wieder ist dies mit einem eingebauten Mechanismus unvereinbar. Die Beobachtung, daß Larven- und Adultstadien bei sich verwandelnden Insekten und marinen Organismen häufig völlig unterschiedliche Trends zeigen, wurde von Weismann und Fritz Müller richtig als weiteres Argument gegen die Orthogenese aufgeführt.

Mit der Zeit wurden alle orthogenetischen Theorien widerlegt, doch ist das keine Rechtfertigung dafür, diese Literatur nicht zur Kenntnis zu nehmen. Die Hauptvertreter der Orthogenese, ob Paläontologen oder andere Naturforscher, waren genaue Beobachter und trugen faszinierendes Beweismaterial für Evolutionstrends und genetische Be-

schränkungen während der Evolution zusammen. Sie hätten recht damit, daß ein großer Teil der Evolution, zumindest oberflächlich gesehen, „geradlinig“ ist. Bekannte Beispiele sind bei den Pferden die Verkleinerung der Zehenknochen und die Veränderungen an den Zähnen. In der Tat entdeckt man beim Studium fast jeder langen Fossilienreihe Beispiele evolutiver Trends. Solche Trends sind für den Evolutionisten von Bedeutung, zeigen sie doch die Existenz von Kontinuitäten auf, die es wert sind, erforscht zu werden; man hat ihnen daher in der gegenwärtigen Evolutionsliteratur viel Aufmerksamkeit geschenkt.

Trends können eine zweifache Kausalität haben. Zum einen können sie durch ständige Umweltveränderungen verursacht sein, wie etwa die zunehmende Trockenheit des Klimas der subtropischen und gemäßigten Zone im Tertiär. Dadurch entstand ein fortgesetzter Selektionsdruck, der die Zehen- und Zahnevolution der Pferde zur Folge hatte. Das Reagieren auf einen derartigen fortwährenden Selektionsdruck hatte Plate im Sinn, als er den Ausdruck „Orthoselektion“ (1903) einführte. Zum anderen können Trends durch die innere Kohäsion des Genotyps notwendig werden, die den möglichen morphologischen Veränderungen enge Grenzen setzt [18]. Evolutive Trends lassen sich also leicht innerhalb des Rahmens der Darwinschen Theorie erklären und bedürfen keiner getrennten „Gesetze“ oder Prinzipien.

Evolutive Progression, Regelmäßigkeiten und Gesetze

Die Darwinisten hatten beträchtliche Schwierigkeiten, ihren Gegnern klarzumachen, daß die Ablehnung der Existenz eines inneren Perfektionsprinzips nicht auch das Leugnen der beobachteten evolutiven Progression bedeutete. Das Bestreiten eines Fortschreitens von den Infusorien zu den Angiospermen und weiter zu den Wirbeltieren könnte wohl eine Ablehnung der Evolution insgesamt bedeuten. Darwin war sich sehr wohl der unvorhersagbaren und opportunistischen Aspekte der Evolution bewußt und leugnete lediglich die Existenz eines gesetzähnlichen Fortschreitens von „geringerer Perfektion zu größerer Perfektion“. In diesem Sinne erinnerte er sich selbst daran, „niemals höher oder niedriger zu sagen“.

Natürlich befolgte Darwin seinen eigenen Ratschlag nicht und verwies in *Origin of Species* häufig auf den evolutiven Fortschritt (S. 149, 336–338, 388, 406, 411 und 489). Dies war notwendig, und zwar nicht nur, um Lyells Konzept einer in einem Fließgleichgewicht befindlichen Welt zu widerlegen, sondern auch, um sich gegen die neu entstandene Schule zur Wehr zu setzen, derzufolge zwischen den einfachsten und den kompliziertesten Organismen keinerlei Unterschied in der Perfektion bestand. Ehrenberg zum Beispiel leugnete jeglichen strukturellen Fortschritt zwischen den niedrigsten Organismen, den Infusorien, und den höchsten, den Wirbeltieren. Sie alle besäßen die notwendigen Strukturen, um alle tierischen Funktionen zu erfüllen. Alle seien „perfekt“. Diese sonderbare These setzte sich völlig über die Tatsache hinweg, daß von der diffusen Nervenfasern eines Hohltiers zu dem großartig entwickelten Zentralnervensystem eines Wals oder Primaten ein gewaltiger Fortschritt stattgefunden hat. Ehrenbergs These hatte natürlich stark anti-evolutionistische Implikationen. In gleicher Weise neigte auch Lyell dazu, jeden Aspekt des Fortschritts in der Faunensequenz von den untersten Fossilien führenden Schichten bis in die Gegenwart abzustreiten, wobei die Entstehung des Menschen in neuerer Zeit die einzige Ausnahme darstellte. Offensichtlich bedeuteten diese

Ansprüche ein stillschweigendes Leugnen der Verbesserung durch natürliche Auslese. Darwin erkannte, daß „die Naturforscher bisher noch nicht zu ihrer gegenseitigen Zufriedenheit definiert haben, was mit hohen und niedrigen Formen gemeint ist“, und dennoch, so fährt er fort, „müssen die neuen Formen meiner Ansicht nach höher sein als die älteren; denn jede neue Art entsteht dadurch, daß sie im Kampf ums Dasein einen gewissen Vorteil gegenüber anderen und vorangehenden Formen hatte“ (*Origin*, S. 337).

In der Tat kann man die Reihe morphologischer und physiologischer Innovationen, die im Verlauf der Evolution eingetreten sind, kaum anders als Fortschritt nennen. Ich denke an solche Erscheinungen wie Photosynthese, Eukaryotie (Organisation des Zellkerns), Vielzelligkeit (Metazoen, Metaphyten), Diploidie, Homoiothermie, Raub, Pflege des Nachwuchses, um nur einige wenige solcher evolutiven Innovationen zu nennen, die in den drei Milliarden Jahren seit dem Entstehen der ersten Prokaryonta gemacht worden sind. In fast jeder Beziehung, die man sich vorstellen kann, ist ein Tintenfisch, eine soziallebende Biene oder ein Primat fortgeschrittener als Prokaryonten. Dennoch impliziert das Wort „progressiv“ eine Geradlinigkeit, die man nicht vorfindet. Und ebenso wenig findet man eine einzige Sequenz, da es progressive Evolution bei Pflanzen, Arthropoden, Fischen, Säugetieren, ja in nahezu jeder Gruppe von Lebewesen gibt, wobei in jeder Linie der Fortschritt sich sehr verschieden manifestiert.

Eine sorgfältige Analyse all dessen, was Darwin über den evolutiven Fortschritt geschrieben hat, zeigt, daß er sich selbst nicht widersprach. Einwände hatte er gegen den Finalismus, d. h. den Glauben an einen von „natürlichen“ Gesetzen kontrollierten inneren Perfektionstrieb. Wo Darwin Verbesserungen im Laufe der Evolution vorfindet, stellt er fest, daß sie sich leicht als *a posteriori*-Resultate der Variation und natürlichen Auslese erklären lassen. Der evolutive Fortschritt ist, wo er auftritt, kein teleologischer Vorgang – in dieser Schlußfolgerung sind sich alle Evolutionsbiologen mit Darwin einig.

Der Haupteinwand der Anti-Darwinisten war immer, daß die lebende Welt voller progressiver Trends ist, man sich aber unmöglich vorstellen kann, daß sie durch zufällige Variation und natürliche Auslese verursacht sein sollten. Der Darwinist antwortet: Warum nicht? Schließlich kann jede Verbesserung, jede neue strukturelle, physiologische oder verhaltensmäßige Erfindung, die in irgendeinem Genpool gemacht wird, zum evolutionären Erfolg und somit zum, traditionell definierten, Fortschritt führen. Dies hatte Darwin bereits sehr klar gesehen.

Ein weitaus hartnäckigeres Problem ist immer die Frage gewesen, wie Fortschritt zu definieren sei. Hier sind keine zwei Denker einer Meinung. Gewiß ist der Grad an Komplexität nicht notwendig ein Maß für den Fortschritt, denn in vielen Entwicklungslinien sind die ältesten Angehörigen die komplexesten, und der Fortschritt bestand in Vereinfachung. Fast niemand ist in der Lage, sich völlig von Lamarcks Maßstab des Fortschritts, dem Vergleich mit dem Menschen freizumachen. Als Julian Huxley (1942) die „Beherrschung der Umwelt“ zu einem Maß für den Fortschritt machte, setzte er ohne jeden Zweifel den Menschen als Gipfelpunkt weit über alle anderen Organismen, obgleich Termiten, Bienen und einige andere Organismen hinsichtlich der Beherrschung ihrer Umwelt recht erfolgreich gewesen sind. Unabhängigkeit von der Umwelt ist vielleicht ein besserer Maßstab; ein weiteres gutes Kriterium ist die Fähigkeit des Nervensystems, Informationen zu speichern und zu benutzen. Offene Verhaltensprogramme müssen zweifellos als fortschrittlicher angesehen werden als starr geschlossene Programme.

Trotz aller dieser Manifestation evolutiven Fortschritts widerstrebt es den Darwinisten im großen und ganzen, von evolutivem Fortschritt zu sprechen. Sie scheinen zu be-

fürchten, dies könne als Zustimmung zur Existenz teleologischer Faktoren interpretiert werden. Darüber hinaus scheint ein intellektueller Widerspruch zu bestehen zwischen dem Geist des Fortschritts und den materialistischen Mitteln, mit denen dieser Fortschritt erreicht wird. Schließlich beweist die erschreckende Häufigkeit des Aussterbens, wie fragwürdig der Wert jeglichen vorübergehenden Fortschritts ist, der scheinbar von einer evolutionären Linie erreicht wurde. Wenn man alle diese Schwierigkeiten in Erwägung zieht, so wird deutlich, warum eine Definition des evolutiven Fortschritts so schwierig, wenn nicht sogar unmöglich ist [19].

Nicht alle Evolution, und vielleicht nur ihr kleinster Teil, besteht aus Fortschritt. Ein großer Teil des von der natürlichen Auslese verursachten genetischen Wandels dient lediglich dazu, einen *status quo* aufrechtzuerhalten. Um mit den evolutiven (genetischen) Veränderungen ihrer Konkurrenten, Feinde, Nahrungsquellen und sogar der unbelebten Umwelt Schritt zu halten, muß sich eine Population von Generation zu Generation verändern. Van Valen (1973) hat dies als das „Red Queen Principle“ bezeichnet („Man muß laufen, um auf seinem Platz bleiben zu können“*). Und wichtiger: „Jeder Gewinn an Fitness durch eine Einheit der Evolution wird durch Fitnessverlust bei anderen ausgeglichen.“ Dies gilt auf verschiedenen Ebenen. Makromoleküle zum Beispiel ersetzen regelmäßig Reste von Aminosäuren, um eine optimale Wechselwirkung mit ihrem molekularen Milieu aufrechtzuerhalten. Wenn ein Organismus (Population oder Art) im Wettlauf um die Erhaltung des optimalen Gleichgewichts zurückbleibt, ist er vom Aussterben bedroht.

In vielen Fällen besteht der Erfolg lediglich darin, wenig oder mehr anders zu werden und damit die Konkurrenz abzuschwächen. Darwin (*Origin*, S. 111) sah dies deutlich, als er das Prinzip der Merkmalsdivergenz vorschlug. Es propagiert einen fortgesetzten Wandel, nicht aber notwendigerweise Fortschritt. In der Tat hat dies dazu geführt, daß ungezählte phyletische Linien in evolutionäre Sackgassen gerieten.

Das Leugnen des evolutiven Fortschritts bedeutet nicht zwangsläufig, daß der Vorgang der Evolution chaotisch ist. Daß er dies nicht ist, ist von einer Reihe von Autoren hervorgehoben worden, die evolutionäre Gesetze fanden (zum Beispiel Rensch, 1960). Eine spezielle Regelmäßigkeit, nämlich diejenige, die den Zusammenhang zwischen Ontogenese und Phylogenese herstellt, war Gegenstand der Erwägungen zahlreicher Autoren von Haeckel (1866) über Severtsov (1931) bis hin zu heutigen Autoren. Dieser Gegenstand ist ein terminologischer und begriffsmäßiger Dschungel, in den Gould (1977) etwas Licht und Ordnung gebracht hat. Am häufigsten findet man zwei Trends vor, (1) ein Hinzukommen neuer Merkmale in einem späten Zeitpunkt der Ontogenese und (2) eine Verschiebung in der Reifung der Gonaden mit dem Ergebnis, daß der Organismus sich entweder in einem unreifen oder larvalen Stadium fortpflanzt (*Neotenie*) oder daß das Adultstadium hinausgeschoben wird (*Retardation*). Zweifellos wurden diese verschiedenen „Lebensgeschichte-Strategien“ von der Selektion begünstigt, um des größeren Fortpflanzungserfolgs willen, den diese Verzögerungen der Reifung gewährleisten. Obgleich solche Prozesse bei Pflanzen (Stebbins, 1974; 1979) und Wirbellosen von besonderer Bedeutung sind, wurde der Mensch häufig als ein im Fötusstadium verbleibender Affe beschrieben (Bolk, 1915). Doch gibt es mehrere Möglichkeiten, die Veränderungen der menschlichen Lebensgeschichte (im Vergleich zu der der Affen) zu beschreiben, und bisher ist keine Übereinstimmung erzielt worden (Starck 1962).

* Nach dem Buch Alice im Wunderland von Lewis Carroll. (A. d. Ü)

Jede Umstellung in der adaptiven Zone, die ein Organismus bewohnt, setzt neue evolutive Trends in Gang. Zum Beispiel gibt es bekannte Trends bei dem Umbau von Höhlentieren und Parasiten. Bei Pflanzen gibt es Trends, die von Bäumen zu perennierenden Kräutern und einjährigen Pflanzen führen. Es gibt Trends, die mit den Fortpflanzungsmodi zu tun haben und mit der Natur des Karyotypus. Wie all dies zeigt, schließt die bloße Tatsache, daß die Variabilität als solche nicht gerichtet ist, keinesfalls die Möglichkeit aus, daß die natürliche Auslese solche Variabilität zu mehr oder weniger regulären Trends umgestaltet. Neue Trends können entstehen, wenn Organismen in neue adaptive Zonen eindringen oder wenn die Umwelt sich verändert (wozu auch das Auftreten neuer Räuber oder neuer Konkurrenten gehört). Jedes neue Komplexitätsniveau in organischen Systemen fördert das Einsetzen neuer Trends (Huxley, 1942; Stebbins, 1969; 1974) [20].

12 Vielfalt und Synthese des Evolutionsdenkens

In den achtzig Jahren nach der Veröffentlichung von *Origin of Species* vertraten die Evolutionisten eine Reihe unterschiedlicher Meinungen. Jeder Zweig der Biologie hatte seine eigene Tradition, und das gleiche galt für jedes Land. In Deutschland wurde die Evolutionstheorie rasch und ziemlich vollständig übernommen (LLD, III, S.88). Deutschlands begeistertster Evolutionist, Ernst Haeckel, trug ebensoviel zur Verbreitung des darwinistischen Denkens bei, wie er es hinderte. Zwar leistete er sehr erfolgreiche Arbeit darin, Darwin populär zu machen, doch benutzte er den Darwinismus gleichzeitig als Waffe gegen alle Formen des Glaubens an das Übernatürliche, insbesondere gegen das Christentum, und provozierte damit Gegenangriffe, in denen Evolutionismus mit Materialismus und Unmoral gleichgesetzt wurde. Das konnte die Verbreitung des Evolutionsgedankens als solchen nicht verhindern, war aber ein wichtiger Faktor bei der fast universellen Ablehnung der Theorie der natürlichen Auslese in Deutschland[1].

Die Evolution durch Abstammung mit Modifikation setzte sich im Verlauf des Jahrzehnts nach der Veröffentlichung von *Origin of Species* auch in England mehr oder weniger allgemein durch, zumindest im Kreis der Biologen. Die natürliche Auslese dagegen war den meisten ein Dorn im Auge. Sie wurde nur von einigen wenigen Naturforschern übernommen – Wallace, Bates, Hooker und einigen ihrer Freunde, sowie später von Poulton, Meldola und anderen Entomologen, jedoch von keinem einzigen Experimentallbiologen[2]. Von entscheidender Bedeutung für die darauffolgende Entwicklung in England war, daß Ray Lankester durch die Lektüre einiger von Weismanns Aufsätzen zur Selektionstheorie bekehrt wurde. Er unterstützte begeistert die Einladung an Weismann, Vorlesungen in England zu halten, und gründete eine Schule der Selektionstheorie in Oxford, die mehrere Generationen hindurch von E. S. Goodrich, Julian Huxley, G. de Beer und E. B. Ford repräsentiert wurde. Bevor R. A. Fisher und J. B. S. Haldane zu publizieren begannen, gab es in Cambridge oder am University College in London nichts Vergleichbares.

In den Vereinigten Staaten hatte es der Evolutionismus trotz Asa Grays enthusiastischer Unterstützung weit schwerer, sich durchzusetzen. Da die Schicht der professionellen Biologen und Paläontologen dort nur klein war, wurde die Kontroverse zum großen Teil von Schriftstellern, Theologen und Philosophen bestritten. Dennoch endete mit dem Tode von Agassiz im Jahre 1873 und der Übernahme des Evolutionismus durch Dana im Jahre 1874 aller Widerstand gegen die Evolution unter den Berufsbiologen[3]. Der Widerstand gegen die Theorie der natürlichen Auslese dagegen blieb bestehen. Kompliziert wurde die Situation durch die zeitweilige Popularität von Spencers sogenanntem Sozialdarwinismus[4]. Zum Teil als Reaktion darauf, zum Teil durch den traditionellen amerikanischen Gleichheitsglauben bedingt, entwickelte sich in der Psycholo-

gie und Anthropologie eine extreme Milieutheorie, die den genetischen Beitrag zu den Unterschieden zwischen den Menschen für minimal hielt, wenn nicht sogar völlig leugnete. Bis zu einem gewissen Grade ist diese Tradition auch heute noch lebendig. Offensichtlich war, wenn man von den chronologischen Einzelheiten absieht, die Geschichte der Annahme Darwins in Deutschland, Großbritannien und den Vereinigten Staaten im wesentlichen die gleiche. Der Evolutionismus setzte sich rasch durch, die natürliche Auslese aber wurde zuerst nur von einer Minderheit übernommen.

In Frankreich war der Widerstand gegen Darwin weitaus größer als in jedem anderen westlichen Land. Nicht ein einziger führender französischer Biologe bekannte sich nach 1859 zur Auslese, und selbst der Evolutionismus gewann erst in den siebziger Jahren des 19. Jahrhunderts an Boden [5]. Der erste Lehrstuhl für Evolutionsbiologie an der Sorbonne wurde 1888 für Girard eingerichtet. Als sich die Evolutionstheorie in den letzten beiden Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts schließlich in Frankreich durchsetzte, geschah dies in der Form des Neo-Lamarckismus, der sich zur gleichen Zeit auch in den USA und in Deutschland erheblicher Beliebtheit erfreute. Zwar gab es dann und wann einen Autor, der die natürliche Auslese eine zeitlang vertrat, und die Selektionstheorie wurde in den dreißiger Jahren des 20. Jahrhunderts von Teissier und l'Héritier übernommen, doch setzte sie sich in Frankreich tatsächlich erst nach 1945 durch (Boesiger, 1980).

Paradoxerweise (angesichts des späteren Erfolgs von Lysenko) gab es bis Ende der zwanziger Jahre dieses Jahrhunderts wahrscheinlich kein Land, in dem der Darwinismus einschließlich der Theorie der natürlichen Auslese so allgemein akzeptiert worden war wie in Rußland. Ursprünglich hatte es dafür in erster Linie politische Gründe gegeben, zum Teil aber lag der Grund auch in der Blüte der Populationssystematik in Rußland (Adams, 1968). Die Auswirkung dieser Situation auf die weitere Entwicklung der Populationsgenetik wird weiter unten erörtert.

Neo-Darwinismus

Wie in Kapitel 16 zu sehen sein wird, vertrat Darwin zwar weitgehend die These der direkten Vererbung, doch ließ er noch einen gewissen Raum für die Auswirkungen von Gebrauch und Nichtgebrauch und andere Aspekte der indirekten Vererbung. Je mehr das Wissen über Zytologie und insbesondere über die Chromosomen zunahm, um so mehr begannen einige Autoren jede Vererbung erworbener Merkmale in Zweifel zu ziehen. Diese Zweifel wurden mehr oder weniger beiläufig zum Ausdruck gebracht und erregten nicht viel Aufmerksamkeit. Die Ablehnung der indirekten Vererbung machte keine wirklichen Fortschritte, bevor Weismann nicht in den Jahren 1883 und 1885 seine Keimbahntheorie veröffentlicht und eine vollständige und permanente Trennung von Soma und Keimplasma vorgeschlagen hatte [6]. Die völlige Ablehnung jeglicher Vererbung erworbener Merkmale bedeutete die Ablehnung aller sogenannten Lamarckschen, Geoffroy'schen oder neo-Lamarckistischen Evolutionstheorien. In der Tat bleiben dann nur zwei denkbare Evolutionsmechanismen übrig: Saltation (Evolution aufgrund spontaner, starker Abweichungen von der bestehenden Norm) und Selektion unter geringfügig abweichenden Varianten. Weismann entschied sich für eine kompromißlose Selektionstheorie, eine Theorie der Evolution, der Romanes (1896) den Namen Neo-Darwinismus gab. Man kann sie als Darwinsche Evolutionstheorie ohne Rückgriff auf irgendeine Art der indirekten Vererbung definieren. Tatsächlich übernahm Weismann

auch die meisten anderen Komponenten der Darwinschen Theorie, mit Ausnahme der Pangenesis, die nun nicht mehr notwendig war.

Die Widerlegung einer indirekten Vererbung, die bis zu jener Zeit als eine der wichtigsten Quellen individueller Variabilität gegolten hatte, zwingt den Evolutionisten, so Weismann, sich nach einer neuen Quelle dieser Erscheinung umzusehen, von der die Selektionsvorgänge ganz und gar abhängen. Seine Kenntnis der Zytologie gestattete es ihm, das spezielle Phänomen zu benennen, das mit größter Wahrscheinlichkeit die erforderliche genetische Variabilität bereitstellte. Es war der Vorgang, den wir heute als „Crossing over“ bezeichnen. Gäbe es keinen Chromosomenumbau während der Gametenbildung (Meiose), so wäre die genetische Variation (mit Ausnahme gelegentlicher neuer Mutationen) auf eine Umordnung der elterlichen Chromosomen beschränkt. Die Chromosomenrekombination dagegen führt dazu, daß „kein Individuum der zweiten Generation mit irgendeinem anderen identisch sein kann . . . [in jeder Generation] treten Kombinationen auf, die niemals zuvor existiert haben und die niemals wieder existieren können.“ Niemand vor Weismann hatte die außerordentliche Fähigkeit der sexuellen Rekombination verstanden, genetische Variabilität zu erzeugen.

Die Bedeutung der Rekombination in der Evolution wurde in der genetischen Literatur zunächst vernachlässigt. In dieser Literatur wurde die Evolution im Sinne der „Bohnsackgenetik“ (siehe Kapitel 13) mit der Formel „Mutation und Selektion“ dargestellt. Tatsächlich sind die Genotypen, die das Ziel der Selektion bilden, das unmittelbare Produkt der Rekombination (und nicht so sehr der Mutation). Erst die Arbeiten von C. D. Darlington (1932; 1939) [7] und Stebbins (1950, Kap. 5) führten dazu, daß die evolutive Bedeutung der Rekombinationssysteme („genetischen Systeme“) vollauf verstanden wurde.

Über Weismanns genetische und zytologische Theorien ist viel geschrieben worden, die Entwicklung seiner Vorstellungen über Evolution dagegen wurde von den Historikern bisher eher vernachlässigt. Bevor eine solche Analyse vorliegt, lassen sich nur einige versuchsweise Feststellungen treffen. Im Jahre 1872 beteiligte sich Weismann an der Kontroverse zwischen Moritz Wagner und Darwin über die Rolle der geographischen Isolation, wobei er einen bemerkenswerten Mangel an Verständnis des Problems an den Tag legte. Bestimmte Bemerkungen, die er später in den siebziger Jahren machte, lassen darauf schließen, daß er zu jener Zeit immer noch von der indirekten Vererbung überzeugt war. Erst 1883 war er soweit, daß er die indirekte Vererbung kategorisch ablehnte, und in den darauffolgenden Jahren betonte er die Rolle der Rekombination (*Amphimixis*). In diesen Jahren entwickelte er die Theorie, die bis vor kurzem noch fast universell als gültig angenommen wurde, daß der Selektionsvorteil der geschlechtlichen Fortpflanzung in ihrer Fähigkeit liegt, die genetische Variabilität enorm zu vergrößern und somit eine größere Fülle an Material für die Auslese bereitzustellen. Weismann war der erste, der Fragen über die Regulierung der Lebenszeit (Alter zum Zeitpunkt des Todes) durch die natürliche Auslese stellte (siehe auch Korschelt, 1922). Allgemeiner gesehen, begründete er eine neue Betrachtungsweise der Bedeutung, d. h. des Selektionswertes, jedes morphologischen oder anderen Aspektes der Organismen. Alles in der Welt des Lebens war für ihn das Produkt der Allmacht der Naturzüchtung.

Nach seinem sechzigsten Lebensjahr begann Weismann jedoch etwas unsicher zu werden hinsichtlich der Fähigkeit der Selektion, die evolutiven Trends ohne jeden Beistand zu steuern, und er schlug das Prinzip der „Germinalselektion“ vor. Dabei gab er zu, es sei unwahrscheinlich, „daß die für die Existenz von Organismen *notwendigen* An-

passungen durch *zufällige* Variationen zustande kommen sollten“. Er postulierte daher: „Es gibt bestimmt gerichtete Variation, . . ., die von den Lebensbedingungen selbst hervorgerufen und geleitet wird“ (1896, S. iv). Weismann lehnte jegliche inneren (orthogenetischen) Triebe kategorisch ab und postulierte stattdessen, die Auslese gewisser Merkmale, zum Beispiel längerer Schwanzfedern bei einem Vogel, begünstige gleichzeitig solche Genotypen, die dazu neigen, die Länge der Schwanzfedern zu variieren. Weismann machte also einen Unterschied zwischen einer gegebenen genetischen Variante und der Fähigkeit des Organismus, Varianten des gegebenen Merkmals zu produzieren, und wies darauf hin, daß beide von der Auslese begünstigt werden können. Doch war sein Denken ambivalent und er gestand zu, daß die außerordentliche Ähnlichkeit von Modell und Mimese bei bestimmten Schmetterlingen „nicht auf ‚zufälliger‘, sondern auf *bestimmt gerichteter*, durch die Nützlichkeit selbst hervorgerufener Variation beruhen“ muß (1896, S. 45). Er gibt nunmehr zu: „Die Lamarckianer waren im Recht, wenn sie behaupteten, das, was man bisher als *Naturzüchtung allein* bezeichnete, die *Selection der Personen*, reiche nicht aus zur Erklärung der Erscheinungen“ (1896, S. 59). Die zufällige Variation, geordnet durch Selektion, reichte also in Weismanns Augen nicht mehr aus.

Die evolutiven Phänomene, die Weismann Schwierigkeiten bereiteten, etwa ähnliche Variationstrends in vielen Arten derselben Gattung, oder das allmähliche Schwinden nutzloser oder rudimentärer Organe (z. B. der Verlust der Augen bei Höhlentieren) sind für den modernen Evolutionsgenetiker kein unlösbares Problem mehr. Die harmonische Integration des Genotyps setzt der möglichen genetischen Variation definitive Grenzen, und damit, wie auch mit der Auslese zugunsten oder gegen bestimmte regulierende „Gene“, kann man alle beobachteten „orthogenetischen Trends“ erklären. Diese Beschränkungen und Regulierungen sind die modernen Entsprechungen von Weismanns Germinalselektion.

Weismann hatte eine weitreichende Wirkung auf die Evolutionsbiologie. Er zwang jeden Biologen dazu, zu der Frage der Vererbung erworbener Eigenschaften Stellung zu nehmen. Durch sein Beharren darauf, daß es in der Evolution nur eine einzige richtunggebende Kraft gäbe, die Auslese (selbst wenn diese durch seine späte Theorie der Germinalselektion leicht verwässert wurde), zwang er seine Gegner, Beweise zur Stützung ihrer gegensätzlichen Theorien vorzubringen. Während der nächsten fünfzig Jahre drehte sich die Mehrzahl der Kontroversen in der Evolutionsfrage um die Probleme, die Weismann mit kompromißloser Klarheit aufgeworfen hatte. Außerdem hatte er durch seine ideenreichen genetischen Theorien den Boden für die Wiederentdeckung Mendels vorbereitet – ein Ereignis, das letzten Endes zur Lösung der Evolutionsprobleme führte, die Weismann gequält hatten.

Die immer größer werdende Spaltung unter den Evolutionisten

Solange die Evolutionisten noch die Welt von der Tatsache der Evolution überzeugen mußten, bildeten sie eine geschlossene Front. Dies trifft im großen und ganzen auf die Zeit bis 1882 zu, d. h. bis zu Darwins Todesjahr. In den darauffolgenden zwanzig Jahren traten immer mehr Ereignisse ein, die die Saat der Zwietracht unter ihnen säten. Das erste dieser Ereignisse war Weismanns kompromißlose Ablehnung jeglicher Vererbung erworbener Merkmale. Als Reaktion darauf verhärtete sich die Position der Neo-Lamarckisten.

Weit wichtiger, wenn dies auch damals nicht in vollem Maße erkannt wurde, war die zunehmende Aufspaltung der Biologie in neue Disziplinen. Der Aufstieg des Evolutionismus nach 1859 fiel zusammen mit einem zunehmenden Auseinanderbrechen der Zoologie und Botanik in Spezialgebiete wie etwa Embryologie, Zytologie, Genetik, Verhaltensbiologie, Ökologie und andere. Viele dieser neuen Disziplinen der Biologie waren in ihrem Ansatz in erster Linie experimentell, und dies führte dazu, daß sich zwischen den Experimentalbiologen einerseits und jenen anderen Biologen (vorwiegend Zoologen, Botanikern und Paläontologen) andererseits, die als Naturalisten ausgebildet waren und mit ganzen Organismen arbeiteten, eine immer größere Kluft auftrat. Die Experimentalbiologen und Naturalisten unterschieden sich nicht nur in ihren Methoden, sondern stellten gewöhnlich auch andere Fragen. Beide Gruppen waren an der Evolution interessiert, bedienten sich aber sehr verschiedener Ansätze und betonten verschiedene Aspekte der Evolution. Die experimentell arbeitenden Evolutionisten, in der Mehrzahl ursprünglich Embryologen, wechselten in das neu entstehende Feld der Genetik über. Ihr Anliegen war das Studium der unmittelbaren Ursachen, mit besonderem Nachdruck auf Verhalten und Ursprung genetischer Faktoren. Bateson, de Vries, Johannsen und Morgan waren typische Vertreter dieser Richtung. Mehrere von ihnen hatten ihre Ausbildung weitgehend in der Physik oder Mathematik erhalten oder waren an diesen Gebieten stark interessiert. Das Anliegen der Naturalisten dagegen waren die letzten Ursachen; sie erforschten gewöhnlich evolutive Erscheinungen in der freien Natur, und ihr besonderes Interesse galt den Problemen der organischen Vielgestaltigkeit. Paläontologen, Taxonomen, Naturforscher und Genetiker sprachen verschiedene Sprachen, und die Verständigung unter ihnen wurde zunehmend schwieriger.

Die Naturalisten waren von Anfang an besonders von der Vielgestaltigkeit, ihrer Entstehung und Bedeutung fasziniert. Für die Taxonomen stand das Artproblem im Mittelpunkt des Interesses, wohingegen sich die Paläontologen und vergleichenden Anatomen vor allem mit evolutiven Trends und dem Ursprung der höheren Taxa befaßten. Dagegen blieb vor der Synthese der Evolutionstheorie die organische Vielfalt in den Erörterungen der Genetiker praktisch unberücksichtigt, befaßten sich diese doch lediglich mit transmutierender Evolution. Sie legten Gewicht ausschließlich auf Gene und Merkmale und deren Veränderungen (Transformation) im Zeitablauf. Sie schrieben, als wüßten sie nicht, daß es Taxa gibt und daß diese (verschiedene Populationen, Arten und so weiter) die wahren Schauspieler auf der Bühne der Evolution sind. Selbst ein Phänomen wie die adaptive Radiation wurde, wie Eldredge richtig sagt (1979, S. 7), „als ein Problem divergenter anatomischer Spezialisierungen bei einer Reihe verwandter Organismen betrachtet, und nicht als ein Spektrum deutlich verschiedener Arten, die eine mannigfaltige Skala ökologischer Nischen bewohnen“. Das Gewicht lag auf Transformation und nicht auf Vielgestaltigkeit. Diese völlige Vernachlässigung der organischen Vielfalt, oder bestenfalls ihre *deus ex machina*-artige Erklärung mit de Vries'schen Mutationen und Goldschmidts „hopeful monsters“ konnte die Naturforscher nicht zufriedenstellen.

Dieser Zwiespalt betraf fast jeden Aspekt der Auslegung der Evolution. Drei Fragen wurden besonders hitzig diskutiert, und zwar

1. ob alle Vererbung direkt sei, wie Weismann glaubte, oder ob ein Teil indirekt sei,
2. ob Mutation, Selektion, Umweltinduktion oder den Organismen innewohnende Tendenzen die wichtigsten richtungsgebenden Faktoren der Evolution seien, und
3. ob Evolution allmählich oder sprunghaft erfolge.

Kellogg (1907) hat sehr gut beschrieben, wieviele verschiedene Kombinationen gegensätzlicher Interpretationen von den verschiedenen Evolutionisten vertreten wurden. Diese gegensätzlichen Meinungen wurden durch die Wiederentdeckung der Gesetze Mendels im Jahre 1900 polarisiert, veranlaßte sie doch die Frühmendelisten dazu, die Partikelhaftigkeit (Diskontinuität) der genetischen Faktoren als Beweis für die Wichtigkeit saltationistischer Prozesse in der Evolution, insbesondere bei der Entstehung der Arten, zu benutzen. Seit diesem Zeitpunkt konnte man von zwei Lagern von Evolutionisten sprechen, den Mendelisten und den Naturalisten (Mayr und Provine, 1980) [8].

Die Auslegung der Evolution durch jedes dieser zwei Lager war eine unglückliche Mischung aus richtigen und falschen Ideen. Die Naturalisten hatten falsche Vorstellungen hinsichtlich des Wesens der Vererbung und der Variation, während die experimentell arbeitenden Genetiker, vom typologischen Denken beherrscht, die Existenz von Populationen nicht zur Kenntnis nahmen und sich mit der Genhäufigkeit in geschlossenen Genpools befaßten. Sie ignorierten die Probleme der Vervielfältigung von Arten, des Ursprungs höherer Taxa und der Entstehung evolutiver Neuigkeiten. Jedes der beiden Lager war außerstande, die Argumente des Gegners zu verstehen und konnte sie daher auch nicht wirksam widerlegen.

Darüber hinaus verkörperten beide Lager unterschiedliche Forschungstraditionen. Die Naturalisten setzten weitgehend die ursprüngliche Darwinsche Tradition des Studiums natürlicher Populationen fort und wandten ihre besondere Aufmerksamkeit dem Problem des Ursprungs der organischen Vielfalt zu. Und, was am wichtigsten war, sie stellten weiterhin Fragen nach letzten Ursachen. Vor Darwin war jede Frage nach dem „warum“ einer Anpassung oder einer anderen biologischen Erscheinung mit „aufgrund des Schöpfungsplans“ oder „Ergebnis des vom Schöpfer eingerichteten Naturgesetzes“ beantwortet worden. Beide Antworten entzogen das betrachtete Phänomen für alle Zwecke einer wissenschaftlichen Analyse. Darwins Theorie der natürlichen Auslese lieferte den ersten rationellen Ansatz für das Studium letzter Ursachen, und diesen Ursachen galt das größte Interesse der Naturalisten.

Die Experimentalgenetiker dagegen leiteten einen großen Teil ihrer Methodik und Denkweise aus den exakten Naturwissenschaften ab. Sie waren davon überzeugt, ihre Methoden seien objektiver, wissenschaftlicher und daher dem „spekulativen“ Ansatz der sich mit Evolution befassenden Naturalisten überlegen. T.H. Morgan (1932) zum Beispiel war davon überzeugt, daß nur die experimentelle Methode „eine objektive Diskussion der Theorie der Evolution erlauben würde, in krassem Gegensatz zu der älteren spekulativen Methode, bei der die Evolution als ein Problem der Geschichte behandelt wird“.

Die Unfähigkeit, die Argumente der Gegner zu verstehen, wurde noch durch die Tatsache verschärft, daß experimentell arbeitende Biologen und Naturalisten es im großen und ganzen mit verschiedenen Ebenen in der Hierarchie der Naturerscheinungen zu tun hatten. Die Genetiker befaßten sich mit Genen, die Naturforscher dagegen mit Populationen, Arten und höheren Taxa. Erst vor recht kurzer Zeit hat man erkannt, wie schwierig es ist, die Befunde und Ergebnisse einer Hierarchieebene auf eine andere, insbesondere höhere, zu übertragen (Pattee, 1973). Darüberhinaus arbeiteten die Genetiker im allgemeinen mit dem eindimensionalen System eines einzigen Genpools, während die Überlegungen der Naturalisten multidimensionale Komponenten des geographischen Raumes und der Zeit enthielten. Am entscheidendsten jedoch wurden die zwei Lager durch die Frage getrennt, ob die Evolution allmählich oder saltationistisch sei.

Allmähliche Evolution oder Saltationen?

Jede Gruppe von Individuen einer Art, von den niedrigsten sich sexuell fortpflanzenden Lebewesen bis hin zum Menschen, weist individuelle Variation auf. Die Individuen sind also in Körpergröße, Körperproportionen, Färbung und vielen anderen Merkmalen meßbar voneinander verschieden. Man bezeichnet diese Variation auch als kontinuierliche Variation, da bei Vorliegen einer hinreichend großen Populationsstichprobe das eine Ende der Variationskurve (sagen wir einmal, das kleinste Individuum) gewöhnlich unmerklich in das andere Extrem (bei unserem Beispiel das größte Individuum) übergeht.

Ein scheinbar völlig anderer Typ von Variation ist gegeben, wenn gelegentlich ein Individuum auftritt, das weit außerhalb der Variationsnorm einer Artpopulation liegt. Ist ein solches Individuum vielleicht eine neue Art? Nach dem Schöpfungsdogma, das vom 16. bis in das 18. Jahrhundert eine so große Macht besaß, waren alle neuen Arten „am Anfang“, d. h. zur Zeit der ursprünglichen Schöpfung, von der die Bibel berichtet, geschaffen worden. Das spontane Auftreten eines gelegentlichen Individuums, das weit aus dem normalen Variationsspielraum der bekannten Arten herausfiel, wurde als eine diskontinuierliche Variation bezeichnet und war eine Quelle erheblicher Beunruhigung. War dies vielleicht ein Beweis dafür, daß die Schöpfung beständig weiterging, wie der Heilige Augustinus postuliert hatte, oder war es ein Anzeichen einer weitaus größeren Plastizität der Artessenz als man bisher angenommen hatte?

Darwin hatte eine recht geringe Meinung von der evolutiven Bedeutung der diskontinuierlichen Variation. Das Auftreten variierender Individuen, die sich in irgendeinem Merkmal recht auffallend von ihren Eltern und Geschwistern, ja tatsächlich von allen anderen Angehörigen ihrer Populationen unterscheiden, wird in *Origin of Species* nur beiläufig erwähnt. Als Fleeming Jenkin 1867 Darwin angriff, verringerte Darwin die Zahl der Hinweise auf solche Varianten sogar noch mehr. Er schrieb an Wallace (*LLD*, III, S. 108; dt. S. 104): „Ich hielt immer individuelle Verschiedenheiten für bedeutungsvoller; ich war aber blind und meinte, daß einzelne [diskontinuierliche] Abänderungen viel häufiger erhalten werden dürften als es, wie ich jetzt sehe, möglich oder wahrscheinlich ist. ... Ich glaube, ich wurde hauptsächlich dadurch getäuscht, daß einzelne Abänderungen so einfache Illustrationen darbieten wie wenn der Mensch auswählt“. Für jemanden wie Darwin, der immer nach ursächlichen Erklärungen suchte, waren solch einzigartige Saltationen in höchstem Grade unbefriedigend. Sie waren anscheinend Zufälle der Natur, und die meisten Autoren, die über sie schrieben, versuchten niemals auch nur, eine Erklärung zu finden.

Wenn man Darwins Erörterungen der Variation liest, spürt man, daß er meinte, die gewöhnliche kontinuierliche Variabilität sei leichter zu erklären. Seine Theorie der natürlichen Auslese beruhte auf der Annahme eines unbegrenzten Vorrats an individueller Variation, und diese wiederum ging auf seine Beobachtung zurück, daß sich jedes Individuum in einzigartiger Weise, aber nur sehr geringfügig, von jedem anderen unterscheidet. Er bezieht sich immer wieder auf diese individuellen Varianten: „Wir haben viele kleine Unterschiede, die individuelle Unterschiede genannt werden können, wie sie, wie man weiß, häufig bei den Nachkommen derselben Eltern auftreten. ... Diese individuellen Unterschiede sind für uns höchst wichtig, da sie das Material liefern, das die natürliche Auslese anhäuft ... Ich glaube, bloße individuelle Unterschiede genügen völlig“.

Darwins These, die allmähliche Anhäufung sehr geringfügiger Varianten durch die natürliche Auslese sei der Evolutionsmechanismus, war bei seinen Zeitgenossen keineswegs beliebt. Er wurde nicht nur deshalb kritisiert, weil es ihm angeblich nicht gelänge, die Ursache dieser kontinuierlichen Variation zu erklären, sondern auch, weil er die weithin akzeptierte Bedeutung der diskontinuierlichen Variation nicht zur Kenntnis nähme oder zumindest unterschätze. T. H. Huxley, der sein ganzes Leben lang dem Essentialismus recht treu blieb, war mit Darwins Abwertung der Saltationen nicht einverstanden. In seiner berühmten Rezension in der *Times* (Dezember 1859) schrieb er: „... Herrn Darwins Position hätte, so meinen wir, sogar noch stärker sein können, wenn er sich mit dem Aphorismus ‚Natura non facit saltum‘, der so häufig auf seinen Seiten auftaucht, nicht eine Schwierigkeit aufgebürdet hätte. Wir glauben ... daß die Natur hier und da Sprünge macht, und eine Anerkennung dieser Tatsache ist von nicht geringer Bedeutung“.

Huxley stand mit dieser Meinung nicht allein. Unter denen, die nach 1859 den Evolutionsgedanken übernahmen, waren nicht wenige, die weit stärker als Darwin von dem Auftreten plötzlicher Mutationen beeindruckt waren. Vor allem Botaniker und Gärtner führten unzählige Fälle an, die mehr oder weniger in dieselbe Kategorie wie Linnaeus' *Peloria* (siehe Kapitel 6) fielen, d. h. wo plötzlich ein stark abweichender Typus auftrat. Nichtsdestoweniger bestritten Darwin und seine Freunde (Asa Gray) weiterhin, daß solche abweichenden Typen von evolutiver Bedeutung seien. Gegen Ende der achtziger Jahre des 19. Jahrhunderts war dies offenbar zur vorherrschenden Meinung geworden. Darwins Neigung, die diskontinuierliche Variation mit Monstrositäten gleichzusetzen, und sein Argument, komplexe neue Anpassungen könnten unmöglich durch einen einzigen Sprung erworben werden, schienen den Sieg davongetragen zu haben. Weismann (1892) war ein ebenso überzeugter Anhänger der allmählichen Evolution wie Darwin: Eine abrupte Transformation einer Art ist unvorstellbar, würde sie doch die Art lebensunfähig machen. Andererseits kamen immer mehr Evolutionisten zu dem Schluß, die allmähliche Variation reiche nicht aus, um die überall zwischen den Arten wie auch zwischen den höheren Taxa beobachteten Diskontinuitäten zu erklären.

Besonders unglücklich über die Betonung der Rolle des allmählichen Wandels war der britische Zoologe William Bateson (1861–1926), der später eine entscheidende Rolle in der Entwicklung der Genetik spielen sollte. Seine erste wichtige Arbeit befaßte sich mit der Embryologie des zu den Hemichordata gehörenden *Balanoglossus*. Er führte diese Arbeit im Laboratorium des amerikanischen Zoologen William K. Brooks durch, wo er sich für das Problem der Evolution und insbesondere für die Rolle der Variation zu interessieren begann, ohne die die natürliche Auslese sinnlos ist: „Die Variation, welches auch immer ihre Ursache sein mag, ... ist das entscheidend wichtige Phänomen der Evolution. In der Tat ist die Variation die Evolution. Der beste Weg, das Problem der Evolution zu lösen, ist also das Studium der Tatsachen der Variation“ (1894, S. 6). Soweit es um Darwins Verlaß auf die kontinuierliche Variation als Grundlage der Evolution ging, protestierte Bateson, wie T. H. Huxley vor ihm, gegen die „grundlosen Schwierigkeiten, die durch diese Annahme eingeführt wurden“ (S. 15). „Arten sind diskontinuierlich: kann nicht die Variation, durch die die Arten erzeugt werden, ebenfalls diskontinuierlich sein?“ (S. 18). Er wiederholt diesen Vorschlag in seinem Schlußsatz: „Diskontinuität ... hat ihren Ursprung nicht in der Umwelt, noch in irgendeinem Anpassungsphänomen, sondern in der inneren Natur der Organismen selbst, wie sie sich in der ursprünglichen Diskontinuität der Variation manifestiert“ (S. 567). Seltsamerweise war

Batesons Interesse an der Variation zu jener Zeit ausschließlich evolutionär und keineswegs genetisch. In seinem Werk *Materials for the Study of Variation* stellte er eine enorme Menge an Material (598 Seiten) über Variation in natürlichen Populationen und ihre mögliche Rolle bei der Artbildung zusammen.

Gewiß waren viele Varianten einfach Monstrositäten. Bateson konzentrierte sich jedoch auf solche Abweichungen von der Norm, die in der Größenordnung von Artunterschieden lagen. Aufgrund dieses Beweismaterials kam er zu dem Schluß, „daß die Diskontinuität, deren Ausdruck unter anderem die Art ist, ihren Ursprung . . . in der inneren Natur der Organismen selbst hat, wie sie sich in der ursprünglichen Diskontinuität der Variation manifestiert“ (S. 567). „Es legt den Gedanken nahe, daß die Diskontinuität der Arten sich aus der Diskontinuität der Variation ergibt“ (S. 568). Bateson dachte nicht im Sinne von Populationen, sondern im Sinne deutlich verschiedener Typen, und er änderte diese Interpretation bis zum Ende seiner Laufbahn nicht (siehe seine Ansprache in Toronto, 1922). Die diskontinuierliche Variation war somit für ihn der Schlüssel zur Evolution, und das ist der Grund dafür, warum er ein Arbeitsprogramm über Vererbung begann (siehe Kapitel 16) [9].

Wie die Ereignisse der darauffolgenden Jahre erkennen lassen, beeinflusste Batesons Argumentation das Denken vieler seiner Zeitgenossen entscheidend. Um die Jahrhundertwende erschienen zwei Arbeiten, in denen die These, daß neue Arten durch plötzliche Saltation entstehen, sogar noch energischer vertreten wurde. Der russische Botaniker S. Korschinsky (1899; 1901) entwickelte eine 1864 von Kölliker vorgeschlagene These weiter und behauptete, alle Organismen besäßen die Fähigkeit, gelegentlich einen Nachkommen zu produzieren, der diskontinuierlich von den anderen Angehörigen der Art abweiche („Heterogenese“). Bereits Darwin (1868) hatte über viele derartige Fälle bei gezüchteten Pflanzen berichtet. Korschinsky ging darüber hinaus und betonte, die Abweichungen vom Typ seien nicht immer drastisch, könnten aber jeden Unterschiedsgrad vom Normalzustand aufweisen. Die Erzeugung solch abweichender Individuen sei nicht von der Umwelt verursacht, sondern gehe auf eine innere Potentialität zurück.

DeVries' Mutationstheorie

Die größte Unterstützung erhielt der Saltationismus durch de Vries' Mutationstheorie (1901; 1903). Wie Bateson, ging auch de Vries von der Annahme aus, daß es zwei Sorten von Variation gibt. Von diesen kann „die gewöhnliche oder sogenannte individuelle Variabilität . . . auch bei der schärfsten anhaltenden Selection, nicht zu einem wirklichen Überschreiten der Artgrenzen führen“ (1901, S. 4). Somit muß die Artbildung auf den spontanen Ursprung neuer Arten durch die plötzliche Erzeugung einer diskontinuierlichen Variante zurückgeführt werden. „Die neue Art ist somit mit einem Male da; sie entsteht aus der früheren ohne sichtbare Vorbereitung, ohne Übergänge“ (1901, S. 3).

Leider war de Vries' Argumentation ein völliger Zirkelschluß: er nannte jede diskontinuierliche Variante eine Art, somit entstehen Arten durch jeden einzelnen Schritt, der Diskontinuität verursacht. Der Ursprung von Arten, sagt er, ist der Ursprung von Artmerkmalen (S. 131). De Vries hatte keine Vorstellung von Populationen oder von Arten als Fortpflanzungsgemeinschaften. Er war strikter Typologe. Seine Evolutionstheorie basierte somit auf den Annahmen, daß:

1. kontinuierliche, individuelle Variation nicht relevant ist, soweit es die Evolution betrifft,
2. die natürliche Auslese unbedeutend ist und
3. jeglicher evolutiver Wandel plötzlichen großen Mutationen zuzuschreiben ist sowie daß Arten Perioden haben, in denen sie veränderlich (mutabel) sind und andere, in denen sie dies nicht sind (immutabel).

De Vries beschreibt, wie er seit 1886 variable Arten in der Umgebung von Amsterdam studiert habe, um eine zu finden, die wahrhaft veränderlich sei. „Ich habe im Laufe der Jahre weit über hundert solcher Arten in Cultur genommen, doch hat im Wesentlichen nur Eine thatsächlich meinen Wünschen entsprochen“ (S.151). Alle anderen Arten, so sagte er, befanden sich in einer immutablen Periode. Die einzige mutable Art war *Oenothera lamarckiana*.

Wenn man de Vries' *Die Mutationstheorie* liest, kann man nur den Kopf schütteln. Dieser brillante Physiologe und Genetiker, dessen 1889 veröffentlichtes Buch über intrazelluläre Pangenesis vor 1900 die einflussreichste und prophetischste Abhandlung über Vererbungsfragen war, verstößt in *Die Mutationstheorie* gegen alle Regeln der Wissenschaft. Nicht nur, daß die meisten seiner Schlüsse Zirkelschlüsse sind, er baut auch seine gesamte Theorie auf einer einzigen Art auf, die eine Ausnahme darstellt, und postuliert ohne die geringste Spur eines Beweises, die „weit über hundert solcher Arten“, die sich nicht wie *Oenothera* verhielten, befänden sich gerade „in einer immutablen Periode“. Schließlich kommt er zu dem Schluß (S.150), daß Arten durch den Kampf ums Dasein und durch die natürliche Auslese *nicht entstehen, sondern vergehen*[10].

Trotz seiner offenkundigen Unzulänglichkeiten und des heftigen Widerstandes seitens führender Naturforscher (z. Beispiel Poulton, 1908), beherrschte de Vries' Arbeit von 1900 bis 1910 das Denken der Biologie. Dunn (1965 a, S.59) bemerkt sehr richtig: „In gewisser Weise hatte die Veröffentlichung des ersten Bandes von de Vries' großem Werk im Jahre 1901 eine größere Wirkung auf die Biologie als die Wiederentdeckung von Mendels Prinzipien“. In dem führenden genetischen Lehrbuch während der Ära von de Vries (Locke, 1906, S.144) wird das Denken der Mendelisten in folgender Aussage zusammengefaßt: „Arten entstehen durch Mutation, durch einen plötzlichen Schritt, bei dem entweder ein einziges Merkmal oder ein ganzer Komplex von Merkmalen gemeinsam verändert wird“. T.H. Morgan war zunächst (1903) ein außerordentlich begeisterter Anhänger der Theorie von de Vries. Nach Ansicht der Mendelisten widerlegte eine solche Evolution durch Mutation die allmähliche Evolution durch Auslese. Folglich behauptete Bateson, „die Transformation von Populationsmassen durch unmerkliche, von der Auslese gelenkte Schritte ist, wie die meisten von uns nunmehr sehen, so unanwendbar auf die Fakten, daß wir uns über den Mangel an Einsicht, den die Befürworter eines solchen Vorschlages an den Tag legen, wie auch über die forensische Geschicklichkeit, mit der sie so dargestellt wurde, daß sie, wenn auch nur eine zeitlang, akzeptabel schien, nur wundern können“ (1913, S.248). Johannsen bestritt sogar noch stärker, daß die Auslese bei der Evolution irgendeine Rolle spiele (siehe Kapitel 12).

Um zu zeigen, wie hundertprozentig er Darwins Theorie der natürlichen Auslese ablehnte, bemerkte Bateson herablassend: „Wir wenden uns an Darwin wegen seiner unvergleichlichen Sammlung von Tatsachen, weisen aber seine theoretischen Erklärungen zurück ... für uns spricht er nicht mehr mit philosophischer Autorität. Wir lesen sein System der Evolution, wie wir die von Lukretius oder von Lamarck lesen würden“ (1914,

S. 8). In dieser Ablehnung Darwins ging Bateson weit über de Vries hinaus, der darauf bestand, seine Theorie sei eine Abänderung von Darwins Theorie, kein Ersatz für sie.

R. A. Fisher (1959, S. 16) beurteilte die Situation richtig, als er sagte: „Die frühen Mendelisten könnten die Konsequenzen von Mendels Entdeckung ... auf den Evolutionsvorgang kaum gründlicher mißverstanden haben. Sie waren der Überzeugung, der Mendelismus habe der Selektionstheorie einen Todesstoß versetzt, eine Vererbungstheorie mit partikelartigen Elementen bedeutete [für sie] eine entsprechende Diskontinuität in der Evolution“. Folglich war allgemein die Meinung verbreitet, daß der Darwinismus tot sei. Dies veranlaßte Nordenskiöld in seiner ansonsten so kompetenten *Geschichte der Biologie* (1920–1924) zu der Aussage: „Die [Darwinistische] Theorie ist schon vor langem in ihren entscheidendsten Punkten abgelehnt worden ... die Einwände, die bei dem ersten Erscheinen der Theorie gegen sie erhoben wurden, sind sehr weitgehend dieselben, die viel später ihren Fall herbeiführten“. Morgan war, wie auch andere, der Meinung, der Mutationsdruck allein könne alles zustandebringen, was Darwin der natürlichen Auslese zugeschrieben hatte.

Am meisten beunruhigte die Naturforscher die von einigen Mendelisten (etwa de Vries) häufig gemachte Annahme, die sogenannte individuelle oder fluktuierende Variation habe keine genetische Basis. Für die Beurteilung geographischer Rassen, von denen die Darwinisten einige für beginnende Arten hielten, war dies von entscheidender Bedeutung. De Vries mußte das Konzept der geographischen Speziation ablehnen, da es sich in direktem Widerspruch zu seiner Mutationstheorie (Artbildung durch genetisch verschiedene Individuen) befand. In bezug auf geographische Rassen beim Menschen stellte er dies völlig unmißverständlich fest: „Die Variabilität, die der Mensch zeigt, ist von der fluktuierenden Art; Arten dagegen entstehen durch Mutation. Die zwei Erscheinungen sind grundlegend verschieden. Die Annahme, daß menschliche Variabilität in irgendeinem Zusammenhang mit der Variation steht, die den Ursprung von Arten verursacht hat oder verursachen soll, ist meiner Ansicht nach völlig ungerechtfertigt ... Günstige und ungünstige Lebensbedingungen, Wanderung in ein anderes Klima und so weiter beeinflussen die fluktuierenden Merkmale des Menschen in keinem geringen Maße. Aber nur für eine Weile; sobald der störende Faktor beseitigt wird, verschwindet der Effekt, den er hervorgebracht hatte. Die morphologischen Merkmale der Rassen andererseits werden von solchen Einflüssen nicht im geringsten betroffen. Neue Varietäten entstehen nicht auf diese Weise. Seit dem Beginn der Eiszeit hat der Mensch keine neuen Rassen oder Typen mehr hervorgebracht. Er ist in der Tat immutabel, wenn auch außerordentlich variabel“ (1901, I, S. 155–156). [Eine weitere von de Vries' Behauptungen ohne jede faktische Grundlage.]

Die Interpretation der Evolution durch die frühen Mendelisten läßt sich in folgenden Schlüssen zusammenfassen:

1. Jeder Wandel in der Evolution ist durch das Auftreten einer neuen Mutation, d. h. einer neuen genetischen Diskontinuität, bedingt. Daher ist die treibende Kraft in der Evolution der Mutationsdruck.
2. Die Auslese ist ein unbedeutender Faktor in der Evolution, sie spielt bestenfalls eine Rolle bei der Ausmerzungen schädlicher Mutationen.
3. Da die Mutation alle evolutiven Phänomene erklären kann, können individuelle Variation und Rekombination, von denen keine etwas Neues produziert, außer acht gelassen werden. Die Mehrheit der kontinuierlichen individuellen Variation ist nicht-genetischer Natur.

Die Naturbeobachter waren entsetzt. Alles, was sie seit Wallaces bahnbrechendem Aufsatz 1855 entdeckt und geschrieben hatten, wurde von diesen experimentell arbeitenden Biologen unbeachtet gelassen. Wie Rothschild und Jordan sagten (1903, S.492): „Wer auch immer die Unterscheidung geographischer Varietäten genau und ausführlich erforscht, wird über die Vorstellung einer Entstehung von Arten *per saltum* nur lächeln“. Die Naturbeobachter sahen überall allmähliche Vorgänge, und sie alle glaubten, zumindest in gewissem Maße, an die natürliche Auslese. Poulton (1908, S.xviii) machte sich nicht unberechtigt über die Mutationisten lustig, als er feststellte: „Mutation ohne Auslese mag jenen überlassen bleiben, die besondere Schöpfungsakte unter einem anderen Namen wieder zum Leben erwecken wollen“.

Aber auch die Naturbeobachter hatten falsche Vorstellungen. Zum Beispiel waren sie von der Allmählichkeit derart eingenommen, daß sie sogar die Mendelsche Vererbung schmälerten. Gewiß, gaben sie zu, könnten diskontinuierliche Merkmale den Mendelschen Gesetzen folgen, aber schließlich seien solche Merkmale ja von geringer evolutiver Bedeutung. Allmähliche, quantitative Merkmale, die einzigen, die bei der Evolution von Bedeutung seien, folgten den von de Vries und Bateson aufgezeichneten Mendelschen Gesetzen nicht, behaupteten sie, daher müsse man nach einer anderen Lösung suchen. Und sie fanden diese Lösung entweder in irgendeiner orthogenetischen Fähigkeit von Evolutionslinien oder im Neolamarckismus. Die Mehrheit von ihnen erkannte zwar die natürliche Auslese als eine evolutive Kraft an, doch war diese nicht der Hauptfaktor in der Evolution. Stattdessen glaubten die Naturbeobachter weiter an die Wirkungen von Gebrauch und Nichtgebrauch, an eine direkte Umweltinduktion oder an andere Manifestationen indirekter Vererbung. Bis in die zwanziger und dreißiger Jahre des 20. Jahrhunderts waren praktisch alle wichtigen Bücher über Evolution – etwa die von Berg, Bertalanffy, Beurlen, Böker, Goldschmidt, Robson, Robson und Richards, Schindewolf, Willis und alle der französischen Evolutionisten einschließlich Cuénot, Caullery, Vandel, Guyénot und Rostand – mehr oder weniger heftig antidarwinistisch. Bei den Nichtbiologen war der Darwinismus noch weniger beliebt. Insbesondere die Philosophen waren fast einstimmig gegen ihn, und dieser Widerstand war noch vor relativ wenigen Jahren zu spüren (Cassirer, 1950; Grene, 1959; Popper, 1972). Auch die Mehrheit der Historiker lehnte die Selektionstheorie ab (Radl, Nordenskiöld, Barzun, Himmelfarb).

Bei mehreren Konfrontationen der beiden Lager waren keine Anzeichen einer Kompromißbereitschaft zu erkennen: die gesamte Beweisführung diente nur dazu nachzuweisen, daß das andere Lager unrecht hatte. Bei einem Treffen von Genetikern und Paläontologen 1929 in Tübingen machten sich die Paläontologen die schlechtest mögliche Strategie zu eigen (Weidenreich, 1929). Statt sich auf die evolutiven Erscheinungen zu konzentrieren, die die Genetiker, insbesondere die Mendelisten, nicht hatten erklären können, war ihr einziges Bestreben, die Existenz einer Vererbung erworbener Merkmale nachzuweisen, wofür sie nicht qualifiziert waren. Dabei gab es zahlreiche evolutionäre Probleme, die mit dem Evolutionsbegriff der Genetiker im Sinne von „Veränderungen in der Genfrequenz“ nicht erklärt wurden, etwa außerordentlich ungleiche Evolutionsraten, die grundlegende Konstanz der großen strukturellen Typen, die absoluten Diskontinuitäten zwischen ihnen sowie das Problem der Vervielfältigung der Arten.

Als die Kontroverse zwischen den beiden Lagern begann (in den neunziger Jahren des 19. Jahrhunderts und im frühen 20. Jahrhundert), vertrat jedes der zwei Lager Ideen, die mit denen des anderen unvereinbar waren. Und wichtiger: beide Lager vertraten ge-

wisse Erklärungen, die von dem anderen widerlegt werden konnten. Aber es war unmöglich, dies zu erkennen, solange beide Lager ihre eigenen Ideen nicht klar umrissen und zum Teil modifiziert hatten. Um verstehen zu können, wie schließlich die Lösung des Konflikts zustandekam, müssen wir zuvor die in den zwei Lagern, d. h. sowohl in der Evolutionsgenetik (nach etwa 1906) als auch in der evolutionären Systematik (von der post-darwinschen Zeit bis in die dreißiger Jahre) gemachten Fortschritte beschreiben. Diese Fortschritte ermöglichten endlich eine Aussöhnung der beiden gegnerischen Lager und führten zu einer Synthese der gültigen Komponenten der beiden Forschungsstrategien.

Fortschritte in der Evolutionsgenetik

Was de Vries, Bateson und Johannsen betrieben hatten, war lediglich eine unter mehreren möglichen Arten evolutionärer Genetik und überlebte das erste Jahrzehnt des Jahrhunderts nicht. Die Lehren von Batesons Gegnern, den Biometrikern (Provine, 1971, siehe Kapitel 16), waren sogar noch kurzlebiger. Eine neue Genetikergeneration unterzog die allzu stark vereinfachenden Vorstellungen dieser Pioniere einer radikalen Revision. In der experimentellen Zoologie entstanden Schulen, wie die von T. H. Morgan an der Columbia Universität, die sich so eng wie möglich an die ursprünglichen Evolutionsgedanken des Mendelismus hielten und sowohl die Mutation als auch die diskontinuierliche Unabhängigkeit individueller Gene betonten (Allen, 1968). Andere Genetiker jedoch, die von der Naturgeschichte oder von der Tier- und Pflanzenzüchtung zur Genetik kamen, wie Nilsson-Ehle in Schweden, East, Jones, Jennings, Castle und Payne in den Vereinigten Staaten und Baur in Deutschland, zeigten, daß es zwischen dem genetischen Beweismaterial einerseits und der natürlichen Auslese, Allmählichkeit der Evolution oder Populationsdenken andererseits keinen Widerspruch gibt.

Mit der Geschichte dieser Erkenntnisse werden wir uns in Kapitel 17 ausführlich befassen. Die für die Interpretation der Evolution bedeutendsten Befunde lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

1. Es gibt nur eine einzige Art von Variation; große Mutationen und sehr geringe individuelle Varianten sind die Extreme einer einzigen Skala.
2. Nicht alle Mutationen sind schädlich; einige sind neutral; andere sind eindeutig vorteilhaft.
3. Das genetische Material selbst ist unveränderlich (konstant), d. h. es gibt keine indirekte Vererbung.
4. Die Rekombination ist die wichtigste Quelle genetischer Variation in Populationen.
5. Die kontinuierliche phänotypische Variation kann als das Resultat multipler Faktoren (Polygene), in Verbund mit epistatischen Wechselwirkungen, erklärt werden und befindet sich nicht im Widerspruch zur Vererbung über partikelartige Elemente.
6. Ein einzelnes Gen kann mehrere Merkmale des Phänotyps beeinflussen (Pleiotropie).
7. Experimentelle wie auch aus Beobachtungen gewonnene Tatsachen demonstrieren die Wirksamkeit der Auslese.

Mit diesen Befunden wurden die antiselektionistischen, saltationistischen Evolutionstheorien von de Vries und Bateson ein für alle Mal widerlegt. Seltsamerweise bedeutete

dies keineswegs das sofortige Ende des Saltationismus, der noch mehrere Jahrzehnte lang mit Nachdruck vertreten wurde, etwa von dem Genetiker Goldschmidt (1940), dem Paläontologen Schindewolf (1950) und anderen, vor allem deutschen Paläontologen, sowie von dem Botaniker Willis (1922; 1940) und einigen Philosophen. Mit der Zeit setzte sich aber die Anschauung durch, daß es keinen Ursprung von Arten und höheren Taxen aus Individuen gibt, außer in der Form der Polyploidie (hauptsächlich bei Pflanzen). Die Phänomene, die die Vertreter der Makrogenese zur Unterstützung ihrer These benutzt hatten, ließen sich nunmehr leicht im Sinne einer allmählichen Evolution erklären. Besonders wichtig für die Beilegung des Meinungsstreits war die Anerkennung der Bedeutung zweier evolutiver Prozesse, die zuvor vernachlässigt worden waren: drastisch verschiedene Evolutionsraten in verschiedenen Organismen und Populationen, und evolutive Veränderungen in kleinen, isolierten Populationen. Erst in den vierziger und fünfziger Jahren des 20. Jahrhunderts, d. h. im Zuge der Synthese der Evolutionslehre, verschwanden gut durchdachte Thesen zur Verteidigung der Makrogenese aus der Evolutionsliteratur.

Auch das Konzept der Evolution durch Mutationsdruck verlor nach 1910 an Boden. Diese Vorstellung war von Bateson und de Vries bis zu Morgan populär gewesen. Allerdings verschwand sie ebenfalls nicht völlig, zum Beispiel wurde sie kürzlich von den Begründern der „Nicht-Darwinschen Evolution“ wieder zu neuem Leben erweckt. Die These des Mutationsdrucks verlor nicht nur deshalb an Boden, weil die Bewertung der Auslese, vor allem in den zwanziger Jahren, immer weiter zunahm, sondern auch wegen der Entdeckung der Rückmutation. Ein fortwährender evolutiver Wandel wäre nur möglich, wenn es eine Lawine von Mutationen gäbe, die alle in der gleichen Richtung verliefen. Ist jedoch die Wahrscheinlichkeit einer Mutation von a zu a' nicht größer als die der umgekehrten Mutation von a' zu a , so kann kein evolutiver Trend entstehen. Nachdem Morgan 1913 *Eosin* entdeckt hatte, eine Rückmutation von *Weißäugigkeit*, wurden immer mehr in umgekehrter Richtung verlaufende Mutationen entdeckt, und in vielen Fällen war die Frequenz vom Wildtypus zur Mutante nicht größer als die Umkehrung von Mutante zu Wildtyp, wie Muller und Timofeeff-Ressovsky zeigten (Muller, 1939). Die Hypothese, daß gerichtete Evolution (evolutive Trends) durch Mutationsdruck verursacht sein könnte, wurde durch diese Befunde sehr unwahrscheinlich.

Vielleicht der wichtigste Beitrag der neuen Genetik war die endgültige Widerlegung der indirekten Vererbung. Dies hatte sich immer wieder verzögert, da immer wieder behauptet wurde, die Vererbung erworbener Merkmale sei experimentell bewiesen worden. Einige dieser Ansprüche gründeten sich auf Experimente, bei denen Fehler unterlaufen waren, andere waren eindeutig Betrug (Burkhardt, 1980). Es ist interessant, wie häufig Experimentatoren, wenn sie von dem zu erwartenden Resultat ihrer Versuche überzeugt sind, Daten „produzieren“, die sie in ihren Experimenten nicht bekommen konnten. Dieses psychologische Phänomen ist auch in anderen Bereichen der Experimentalbiologie (etwa Krebsforschung und Immunbiologie) beobachtet worden.

Obgleich man mit der letzten Widerlegung einer indirekten Vererbung noch warten mußte, bis die Molekulargenetik demonstrierte, daß die von den Proteinen aufgenommene Information nicht in Nukleinsäuren zurückübersetzt werden kann (was erst in den fünfziger Jahren geschah), zeigten die Genetiker dennoch (und dies wurde von Naturforschern wie Sumner, Rensch und Mayr akzeptiert), daß alle Phänomene der allmählichen Evolution und adaptiven Variation, die zuvor als Beweis für eine Vererbung erworbener Eigenschaften angeführt worden waren, im Sinne konstanter Gene interpretiert

werden konnten. Andererseits versagten alle Bemühungen, eine indirekte Vererbung zu beweisen (siehe Kapitel 17).

Von Anfang an waren einige Genetiker mehr an der Mechanik der Vererbung interessiert, andere mehr an den evolutionären Aspekten: Die Erforscher der genetischen Grundlage der Evolution erkannten immer deutlicher, daß die Evolution ein Populationsphänomen ist und daß sie als solches erforscht werden mußte. Es begann sich ein Forschungsfeld abzuzeichnen, das später als Populationsgenetik bezeichnet wurde. Einige Forscher, die an Statistik interessiert waren, wie Yule, Pearl, Norton, Jennings, Robbins und Weinberg, leisteten die ersten wichtigen Beiträge zu diesem Gebiet. Zwar fehlt noch immer eine gute Geschichte dieser Zeitspanne, doch scheint es, als seien diese Autoren bereits zu vielen der späteren Ergebnisse der Populationsgenetik gelangt. Die meisten ihrer Befunde wurden in Fachzeitschriften veröffentlicht und erreichten kein so breites Publikum, wie sie es verdient hätten. Leider wußten die Naturbeobachter zum großen Teil nichts von diesen Arbeiten [11].

Mit der Zeit bürgerte es sich ein, den Zweig der Genetik, der sich mit den Veränderungen der Genhäufigkeiten in Populationen befaßte, als *Populationsgenetik* zu bezeichnen. Dieser Ausdruck ist doppeldeutig, da es sich um zwei weitgehend voneinander unabhängige Forschungsprogramme handelte. Das eine ist durch die *mathematische Populationsgenetik* vertreten und mit Namen wie R. A. Fisher, J. B. S. Haldane und Sewall Wright assoziiert. Ihre „Populationen“ waren statistische Populationen, und die Forschung auf diesem Gebiet kann mit Bleistift und Papier betrieben werden, später mit der Rechenmaschine und heute mit dem Elektronenrechner. Die andere Populationsgenetik befaßte sich mit echten Populationen lebender Organismen, die in freier Natur und im Laboratorium erforscht werden. Die Geschichte *dieses* Zweigs der Populationsgenetik ist noch nicht geschrieben. Als Beispiele hierfür seien genannt die Arbeiten von Schmidt (*Zoarcus*), Goldschmidt (*Lymantria*), Sumner (*Peromyscus*), Langlet (*Pinus*), Baur (*Antirrhinum*), Chetverikov, Timofeeff-Ressovsky, Dobzhansky (*Drosophila*), Cain, Sheppard, Lamotte (*Cepaea*) und Ford und Sheppard (*Panaxia*, *Maniola*); sie studierten die Verteilung von Genen in natürlichen Populationen und ihre Veränderungen in der Zeit. Zur Unterscheidung von der mathematischen Genetik hat Ford (1964) dieses Gebiet sehr passend als *ökologische Genetik* bezeichnet.

Die Anfänge der mathematischen Populationsgenetik gehen auf die Kontroverse zwischen den Mendelisten (insbesondere Bateson) und den Biometrikern (Weldon, Pearson) zurück. Die Biometriker hatten zwar sehr richtig die Bedeutung der kontinuierlichen Variation als Material der natürlichen Auslese hervorgehoben, gleichzeitig aber angenommen, Vererbung sei Verschmelzung. Die frühen Mendelisten, die die partikelhafte Vererbung kannten, hatten die diskontinuierliche Variation betont. Die wichtigste Entwicklung der Evolutionsgenetik bestand darin, zu zeigen, daß zwischen partikulärer (nicht-mischender) Vererbung, kontinuierlicher Variation und natürlicher Auslese kein Widerspruch besteht [12].

Die Grundlage der gesamten mathematischen Populationsgenetik ist das sogenannte Hardy-Weinberg-Gesetz der Gleichgewichtsverteilung der Genotypen, das im Jahre 1908 aufgestellt wurde. Es besagt, daß zwei Allele (a und a') in einer Population von einer Generation zur anderen die gleiche Genhäufigkeit behalten werden, solange diese nicht von Genimport, Mutation, Selektion, nicht-zufälligem Paaren oder Zufallsschwankungen beeinträchtigt wird. (Zur Geschichte der Entdeckung dieses Prinzips, siehe Provine, 1971, S. 131–136.) Ein großer Teil der mathematischen Populationsgenetik der dar-

auffolgenden dreißig Jahre befaßte sich mit der Frage, wie die genetische Zusammensetzung verschieden großer Populationen von verschiedenen Mutationsraten, verschiedenen Selektionsdrücken und Zufallsschwankungen betroffen wird.

Die erste Frage, die es zu erforschen galt, lautete, wie wirksam die Auslese ist, wenn der Auslesevorteil eines neuen, in eine Population eingeführten Allels nur gering ist. Der britische Mathematiker H. T. J. Norton berechnete dies für verschiedene Selektionsstärken von Genen mit verschiedenen Genhäufigkeiten (1915). Zur Überraschung fast aller konnte er nachweisen, daß sogar recht kleine Auslesevor- und -nachteile (weniger als 10% pro Jahr) in relativ wenigen Generationen zu drastischen genetischen Änderungen führen. J. B. S. Haldane (der in den zwanziger Jahren eine Reihe von Forschungsarbeiten über die Mathematik der Auslese veröffentlichte) und der russische Naturforscher und Genetiker Chetverikov waren von diesem Ergebnis besonders stark beeindruckt. Der Schluß, daß Allele, die in ihrem Auslesewert nur geringfügig verschieden sind, im Verlauf der Evolution recht rasch einander verdrängen konnten, veranlaßte später mehrere Neolamarckisten (Rensch und Mayr, z. B.), ihren Glauben an eine indirekte Vererbung aufzugeben. Denn es war nunmehr deutlich, daß Erscheinungen wie klimatische Rassen und andere umwelt-korrelierte Anpassungen im Sinne der Einwirkung der Selektion auf multiple Allele und Gene interpretiert werden konnten.

Ab 1918 veröffentlichte R. A. Fisher (1890–1962) eine Reihe von Aufsätzen über die Mathematik der Genverteilungen in Populationen. Diese Forschungen befaßten sich mit der Aufteilung der genetischen Varianz in einen additiven (durch Allele oder unabhängige Gene mit ähnlichen Wirkungen verursachten) und einen nicht-additiven Teil (Epistase, Dominanz etc.), mit den Bedingungen, unter denen ein balancierter Polymorphismus erhalten bleiben würde, mit der Rolle der Dominanz und mit der (möglichen) Ausbreitungsrate eines günstigen Gens in verschieden großen Populationen. Einige seiner Befunde, etwa über den balancierten Polymorphismus, sind heute so sicher etabliert, daß wir kaum verstehen können, wieso jemand dies erst einmal ausarbeiten mußte. Andere seiner Forschungen ermöglichten eine derartige Fülle an Folgerungen, daß sie erst in den letzten Jahrzehnten in vollem Maße angewandt worden sind.

Fishers wichtigster Schluß war, daß ein großer Teil der kontinuierlichen Variation, zumindest beim Menschen, durch multiple Mendelsche Faktoren und nicht durch Umwelteinflüsse bestimmt ist. Die Tatsache, daß er so viel Gewicht auf Gene mit geringen phänotypischen Wirkungen legte, trug in wichtiger Weise zu der kommenden Versöhnung zwischen Genetikern und Naturbeobachtern bei. Wie die meisten mathematisch arbeitenden Genetiker neigte Fischer dazu, die Auswirkungen einer Wechselwirkung zwischen den Genloci zu unterschätzen.

Fisher dachte immer an große Populationen, und obgleich er sich darüber klar war, daß Stichprobenfehler existieren, meinte er, solche Fehler würden aufgrund des Ausleседifferentials konkurrierender Gene und periodische Mutation auf lange Sicht geringe evolutive Konsequenzen haben, was für große Populationen in der Tat durchaus richtig ist. Ein anderer Genetiker, Sewall Wright (geboren 1889) stimmte jedoch in diesem Punkt nicht mit Fisher überein, und damit lebte ein alter Streit wieder auf, der in der Tat bis heute noch nicht ganz beigelegt ist. Die These, ein großes Teil des evolutionen Wandels sei lediglich das Ergebnis zufälliger Variation, war zum ersten Mal von J. T. Gulick (1872) aufgestellt worden. Gulick gelangte zu dieser These durch die Beobachtung der unglaublichen Vielgestaltigkeit lokaler Populationen von hawaiischen Landschnecken (*Achatinella*) und ihrer allem Anschein nach zufälligen Variation, bei Fehlen irgendwel-

cher bestimmbarer Unterschiede in den Umweltfaktoren. Seitdem ist die These, daß ein großer Teil der Variation selektionsneutral ist, immer wieder vorgeschlagen worden. Fisher (1922, S. 328) nannte solche zufällige Variation den *Hagedoorn-Effekt* nach zwei holländischen Forschern, die eine Fülle an Belegmaterial zu seiner Untermauerung vorgebracht hatten. Ihre These gründete sich (wie die Gulicks) auf die Annahme, daß ein großer Teil solcher Variation effektiv selektionsneutral ist. Fisher dagegen war der Ansicht, der Allel-Polymorphismus in Populationen sei großteils durch eine Überlegenheit der Heterozygoten bedingt.

Sewall Wright, ein Schüler von William E. Castle, hatte seit 1914 über Farbvererbung und über die Effekte von Inzucht bei Meerschweinchen gearbeitet. Dabei hatte er die Überzeugung gewonnen, daß „effektive sich untereinander fortpflanzende Populationen“ (später als Deme bezeichnet) sogar bei wildlebenden Tieren häufig so klein waren, daß Zufallsschwankungen zu einem Faktor wurden, der nicht übersehen werden darf. Obgleich der Genfluß aus benachbarten Populationen gewöhnlich die zufällige Fixierung von Genen verhindern würde, wäre die „genetische Drift“ dennoch ausreichend, um Genkombinationen zu fördern, deren Auftreten in großen Populationen unwahrscheinlich wäre. In seiner ersten größeren Darstellung drückte sich Wright (1931a) so aus, daß es klang, als schließe er die genetische Drift als einen alternativen Mechanismus zur natürlichen Auslese vor, und dies schuf erhebliche Verwirrung. Dobzhanskys Buch (1937) machte Wrights These unter den Evolutionisten weit bekannt und in den vierziger und fünfziger Jahren des 20. Jahrhunderts bildete sich eine Tendenz heraus, fast jedes rätselhafte evolutive Phänomen genetischer Drift zuzuschreiben. Drift spielte in den Schriften Dobzhanskys eine wichtige Rolle, und ebenso in Simpsons (1944) Konzept der „inadaptiven Phase“ der von ihm als „quantum evolution“ bezeichneten außergewöhnlich raschen Evolution. Mit der Zeit setzte gegen das ungezügelte Heranziehen der genetischen Drift eine Reaktion ein, die Mayr (1963, S. 204–214) beschrieben hat.

Als Schüler von Castle war Wright in enge Berührung mit Naturbeobachtern gekommen; in den zwanziger Jahren galt sein besonderes Interesse den Forschungen von F. B. Sumner (Provine, 1979). Dies führte dazu, daß er im Sinne natürlicher Populationen zu denken versuchte und sich der wechselnden Fitnesswerte von Genen bewußt war. „Gene, die in einer Kombination vorteilhaft sind . . . sind mit größter Wahrscheinlichkeit in einer anderen nachteilig“ (1931a, S. 153). Leider übertrug er diese Einsicht kaum auf seine Gleichungen und Graphiken, in denen er sich fast ausschließlich mit einzelnen Genen und konstanten Fitnesswerten befaßte: Wright war, wie Chetverikov, stark von pleiotropen Effekten beeindruckt: „Da Gene *in der Regel* multiple Effekte haben . . . ist es wahrscheinlich, daß ein Gen mit der Zeit seine wichtigsten Wirkungen auf völlig andere Merkmale als zuerst ausüben kann“ (1931a, S. 105). Aufgrund seiner Ausbildung stand Wright unter den mathematisch arbeitenden Genetikern der Denkweise der Naturbeobachter am nächsten. Daß er Arten als Aggregate von Populationen verstand, war eine Voraussetzung für seine spätere Zusammenarbeit mit Theodosius Dobzhansky (1900–1975).

Chetverikov

Eine andere Schule der Populationsgenetik hatte ihren Ursprung in Rußland; sie entstand aus den Forschungen von Sergei S. Chetverikov (1880–1959) und seinen Studenten. Rußland unterschied sich in seiner Tradition entscheidend nicht nur von den Ver-

einigten Staaten, sondern auch von Westeuropa. Die natürliche Auslese war (vor den zwanziger Jahren dieses Jahrhunderts) in sehr viel weiteren Kreisen akzeptiert worden als anderswo, und die Naturgeschichte scheint an den Universitäten ein viel größeres Ansehen und viel stärkeren Einfluß gehabt zu haben. Selbst heute verbringt die Mehrheit der Zoologiestudenten, beispielsweise in Moskau, ihre Sommer in biologischen Freilandforschungsstationen oder bei anderer Feldforschung. In der UdSSR gab es eine Reihe von Genetikinstituten (2 in Leningrad, 1 in Moskau), und es scheint, als habe die UdSSR in den zwanziger Jahren ebenso viele Genetiker gehabt wie alle kontinentaleuropäischen Länder zusammen. Chetverikov war von 1924 bis 1929 Leiter der Genetik-Abteilung am Koltsov-Institut für experimentelle Biologie in Moskau. Er war ein passionierter Schmetterlingsspezialist; noch im Alter von 76 Jahren beschrieb er eine neue Art aus den Uralbergen. Ebenso stark war sein Interesse an der Evolution, und im Jahre 1906 veröffentlichte er einen grundlegenden Artikel über Populationsfluktuationen, deren Bedeutung für die Evolution (insbesondere die Engpässe) niemand vorher ganz erkannt hatte. Chetverikov lehrte Genetik seit den frühen zwanziger Jahren und wurde zum Führer einer großen informellen Gruppe genetikbegeisterter Forscher. 1929 mußte er Moskau aus politischen Gründen verlassen und konnte seine genetischen Forschungen nicht länger fortsetzen (Adams, 1968; 1970; 1980a).

Aufgrund seiner Herkunft aus der praktischen Naturforschung gab Chetverikov auf die Fragen und Einwände der Anti-Mendelisten weit wirkungsvollere Antworten als Morgan oder die Mathematiker. In einer der wichtigsten Veröffentlichungen in der gesamten Geschichte der Evolutionsbiologie (1926) setzte er sich selbst „das Ziel, bestimmte Fragen über die Evolution im Zusammenhang mit unseren gegenwärtigen genetischen Konzepten zu klären“ (S.169). Zuerst zeigte er, daß ein perfekter, fast „unmerklicher Übergang von Mutationen, die eine völlig normale Lebensfähigkeit aufweisen“, zu Mutationen von immer geringerer Lebensfähigkeit und sogar Lebensunfähigkeit existiert. Die Behauptung, alle Mutationen seien schädlich, ist nicht wahr. Ja, es können sogar, wie Dobzhansky und andere später gezeigt haben, Mutationen auftreten, deren Eignung derjenigen der Wildtypen überlegen ist. Wie Fisher und andere vor ihm, sah auch Chetverikov, daß eine neue Mutante immer erst als Heterozygote auftritt und daß sie, wenn sie rezessiv ist, lange in der Population verborgen sein kann (es sei denn, sie geht durch Zufallsschwankungen verloren), da nur die Homozygoten der Selektion ausgesetzt sind. Er kam daher zu dem Schluß, „daß eine Art, wie ein Schwamm, heterozygote Mutationen aufsaugt, während sie von Anfang bis Ende von außen gesehen (phänotypisch) homozygot bleibt“ (S.178). Daher sollte in jeder Art eigentlich eine Fülle verborgener genetischer Variabilität bestehen. Um zu prüfen, ob diese Vermutung zutraf, fing er in der Nähe Moskaus 239 wilde *Drosophila melanogaster*-Weibchen ein und paarte bei ihren Nachkommen Bruder und Schwester miteinander. In dieser kleinen Stichprobe fand er nicht weniger als 32 Loci, die nach sichtbaren rezessiven Merkmalen mendelten und somit seine Annahme bestätigten. Niemand vor ihm hatte in einer Wildpopulation eine derartige Menge verborgener Variation vermutet. Seine Schüler, insbesondere N. V. Timofeeff-Ressovsky, B. L. Astaurov, N. P. Dubinin und D. D. Romashov, begannen mit peinlicher Genauigkeit die genetische Variation in wildlebenden Populationen zu analysieren und vervollkommneten diese Analyse mit experimenteller Forschung im Laboratorium. Dobzhansky gehörte zwar selbst nicht der Gruppe an (er arbeitete mit Philipchenko in Leningrad), verfolgte aber diese Forschungsarbeiten eifrig: Sie gehören zu den Faktoren, die seine späteren *Drosophila*-Forschungen beeinflussten.

Für Chetverikov waren Veränderungen in Populationen nicht das Ergebnis von Mutationsdruck, sondern von Auslese. Er gründete seine Beweisführung auf Nortons Tabelle (1915) und kam zu dem Schluß, daß „sogar die geringste Verbesserung des Organismus [ein geringfügig überlegenes Gen] eine definitive Chance hat, sich in der gesamten Masse von Individuen auszubereiten, die die sich frei kreuzende Population (Art) ausmachen“ (1961, S. 183). Es kommt nicht darauf an, ob das neue Gen dominant oder rezessiv ist, und ebenso wenig darauf, ob sein Selektionsvorteil 50% oder nur 1% ist; „die völlige Substitution eines Gens durch ein besser angepaßtes Gen geht immer ... bis zu einem Ende weiter“. Im Gegensatz zu Fisher und Haldane, deren Bemühungen in der Mehrheit darauf abzielten, die Wirksamkeit der Selektion zu beweisen, war für Chetverikov, in Übereinstimmung mit der russischen Tradition, die Auslese weit eher etwas Selbstverständliches. Dies setzte ihn in die Lage, sich anderen Problemen zuzuwenden.

Fisher, Haldane und Wright gelangten schließlich auch unabhängig zu den meisten von Chetverikovs Schlüssen, die hauptsächlich über sie in die Evolutionstheorie des Westens eingingen. Chetverikov war der westlichen Gruppe jedoch weit darin voraus, daß er die Bedeutung der Genwechselwirkung für die Evolution viel klarer erkannte. Er lehnte nachdrücklich „die frühere Vorstellung der Mosaikstruktur des aus mehreren unabhängigen Genen bestehenden Organismus“ ab und kam zu dem Schluß, daß „jeder ererbte Zug ... nicht nur einfach durch irgendein Gen, sondern durch die Gesamtheit der Gene, den Genkomplex, bestimmt ist“. Kein Gen hat einen konstanten Fitnesswert, da „sich genau dasselbe Gen unterschiedlich manifestiert, je nach dem Komplex der anderen Gene, in dem es sich befindet“ (S. 190). Der phänotypische Ausdruck jedes Gens wird von seinem „genotypischen Milieu“ bestimmt.

Chetverikov gründete diese Folgerungen auf die Entdeckung (vor allem durch die Morgan-Gruppe) pleiotroper Genwirkungen, d. h. des Effekts eines Gens auf mehrere Komponenten des Phänotyps (siehe Kapitel 17). Sein Schüler Timofeeff-Ressovsky hatte wichtige Manifestationen der Pleiotropie entdeckt (1925). Im Gegensatz dazu konzentrierten sich die mathematisch arbeitenden Populationsgenetiker, insbesondere Fisher und Haldane auf das Verhalten einzelner Gene, weil hier erste Annäherungen leichter zu gewinnen sind. In ihren Gleichungen wie auch in ihren Graphiken zeigten sie die Zu- oder Abnahme der Häufigkeit individueller Gene unter den Einwirkungen von Selektion, Mutation und Stichprobenfehlern. In den Genetiklehrbüchern der vierziger und fünfziger Jahre wurden Laboratoriumsübungen vorgeschlagen, bei denen verschiedenfarbige Bohnen die Gene darstellten. Die Bohnen wurden in einen Sack getan und nach gewissen Versuchsanweisungen für jede Generation gemischt und neu zusammengestellt. Da bei diesen Versuchen jede Wechselwirkung unter den Genen ausgeschlossen war, bezeichnete Mayr (1959d) diese Art Genetik, die die Genwechselwirkung unberücksichtigt ließ, als „beanbag genetics“ (Bohnensack-Genetik). Leider war ein allzu großer Teil der mathematischen Populationsgenetik zu jener Zeit eine solche „Bohnensackgenetik“. Sogar ein Autor wie Sewall Wright, der sich über die Bedeutung der Genwechselwirkung im klaren war, legte seinen Berechnungen und Illustrationen fast ausschließlich das Verhalten einzelner Gene zugrunde. Infolgedessen wurde Chetverikovs Begriff des genotypischen Milieus erst in den fünfziger Jahren und noch später ganz zum Bestandteil des Denkens der Evolutionsbiologen.

Obleich Veröffentlichungen in russischer Sprache kaum jemals außerhalb der UdSSR gelesen wurden, war die Arbeit der Chetverikov-Schule in England und in den Vereinigten Staaten nicht völlig unbekannt. Nicht nur Chetverikovs Artikel aus dem Jah-

re 1927, sondern auch mindestens drei Aufsätze von Timofeeff-Ressovsky erschienen in englisch- oder deutschsprachigen Veröffentlichungen, und in Haldanes Laboratorium war eine komplette Übersetzung von Chetverikovs Abhandlung aus dem Jahre 1926 vorhanden. Nach Verlassen der UdSSR trugen sowohl Timofeeff-Ressovsky als auch Dobzhansky weiter dazu bei, die Ideen der Chetverikov-Schule zu verbreiten. Es gibt keinen Zweifel daran, daß sie einen wesentlichen Beitrag zur synthetischen Evolutionstheorie leistete.

Chetverikov und die mathematisch arbeitenden Populationsgenetiker vollendeten die Widerlegung der genetischen Evolutionstheorie der Mendelisten. Sie bestätigten die Bedeutung der Auslese und die Nichtexistenz von Mutationsdruck; sie legten die genetische Grundlage für die allmähliche Darwinsche Evolution und bewiesen die Nichtexistenz indirekter Vererbung. Schließlich zeigten sie, daß zwischen der Diskontinuität von Genen und der Kontinuität der individuellen Variation kein Widerspruch besteht. Damit wurde eine wichtige Grundlage für einen Brückenschlag zum Lager der Naturforscher gelegt, die während der ganzen Zeit die de Vries'schen Makromutationen wie auch den Mutationsdruck abgelehnt hatten und dafür ständig die Bedeutung allmählicher evolutiver Veränderungen und der natürlichen Auslese betont hatten.

Fortschritte in der Evolutionssystematik

Parallel zu den raschen Fortschritten in der Evolutionsgenetik gab es ähnliche Fortschritte in der Systematik oder, allgemeiner gesagt, Fortschritte im Verständnis der organischen Vielgestaltigkeit seitens der Naturforscher. In der Tat setzte der von Chetverikov konzipierte Typ von Populationsgenetik wenig mehr voraus als die Übertragung auf die Genetik von Begriffen und Methoden, die bereits seit mehr als hundert Jahren in der Systematik bestanden hatten. Ich meine das Studium unterschiedlicher geographischer Rassen einer Art, wie es von Buffon (für nordamerikanische Tiere) und Pallas (für sibirische Tiere) beiläufig erörtert und von Gloger vollständig entwickelt worden war[13]. Tieferdenkende Taxonomen haben seit jener Zeit viele Gedanken auf die angeborenen Unterschiede zwischen verschiedenen Populationen, insbesondere zwischen geographischen Rassen derselben Art verwandt.

Derartige Populationsunterschiede werden von Linnaeus (1739), Buffon (1756), Blumenbach (1775), Pallas (1811), von Buch (1825) und Gloger (1827, 1833) erwähnt. Seit Mitte des 18. Jahrhunderts waren sie Forstleuten aus Schweden, Deutschland und Frankreich allgemein bekannt (Langlet, 1971). Die Tatsache, daß sich Kiefern und Rhododendren aus verschiedenen Höhenlagen des Himalaya in ihrer Widerstandsfähigkeit gegen Frost unterscheiden, wurde von Hooker (1853) entdeckt, und von Darwin zitiert (1859, S. 140). Man erkannte bald, daß diese Variation eng mit der Umweltbeschaffenheit korreliert war, und Mitte des 19. Jahrhunderts wurde der Ausdruck *klimatische Rassen* eingeführt. In der Botanik wurde das Studium geographischer Rassen zu einem Studium edaphischer Faktoren ausgeweitet; die Kombination edaphischer und klimatischer Faktoren war für die Entwicklung von *Ökotypen* verantwortlich (Turesson, 1922). Die Arbeit Bours über *Antirrhinum*-Populationen in Spanien war stärker geographisch orientiert (Schliemann, 1935; Stubbe, 1966). In der Zoologie entstanden in diesem Zusammenhang die Studien von Schmidt (1918) über Fische, Goldschmidt über *Lymantria* und Sumner über *Peromyscus*. Keins dieser Objekte war jedoch für eine ausführliche ge-

netische Analyse so gut geeignet wie *Drosophila*. Es ist wichtig, sich klarzumachen, daß Chetverikovs Arbeit weitgehend in der Anwendung einer klassischen Fragestellung auf ein neues und ganz besonders geeignetes Material bestand.

Die Entwicklung der Populationssystematik, die man leicht zu einer Populationsgenetik entwickeln konnte, war ein wichtiger Beitrag der Naturbeobachter. Sie setzten eine Tradition fort, der Darwin selbst angehört hatte, und zwar beschäftigten sie sich mit dem Studium natürlicher Populationen, mit der Variation innerhalb von Populationen, und mit den Veränderungen zwischen Populationen auf geographischen Gradienten. Als Einheit der Evolution legten sie die Population zugrunde und nicht die phyletische Linie, wie sie von vergleichenden Anatomen und Paläontologen bevorzugt wurde. Die Naturbeobachter waren die einzigen Biologen, die die Isolation und die Rolle der geographischen wie auch der individuellen Variation studierten. Mit Ausnahme der Tierzüchter erkannten sie als erste die Bedeutung der Individualität und gründeten ihre Methodik auf dieses Wissen, was etwa die Ermahnung zur Folge hatte, „Serien“ zu sammeln oder „Massenkollektionen“ vorzunehmen. Dies wiederum erforderte die Anwendung von Statistik und zwar der Galton'schen Statistik (die statt Mittelwerten die Varianz betont). Leider liegt bisher noch keine angemessene Geschichte der evolutionären Naturgeschichte vor, jedoch sind einige Entwicklungen in Stresemanns *Ornithology* (1975) wie auch in geschichtlichen Anmerkungen in Mayr (1963) beschrieben.

Die wichtigsten Beiträge der Naturbeobachter jedoch waren begrifflicher Art. Ein echtes Verständnis der natürlichen Auslese, Speziation und Anpassung war nicht möglich, solange das typologische Denken nicht vom Populationsdenken verdrängt war. Eine besonders wichtige Wirkung hatte das Populationsdenken der Naturbeobachter auf Chetverikov und seine Schule. Aber es waren nicht nur die Naturbeobachter, die zur Verbreitung dieser Vorstellung beitrugen. Eine zweite Quelle des Populationsdenkens waren, wie zu Darwins Zeiten, die Tier- und Pflanzenzüchter. Diejenigen unter den Genetikern, wie Castle, East, Emerson und Wright, die den engsten Kontakt mit den Züchtern hatten, vermieden auch am erfolgreichsten die Fallstricke des typologischen Denkens. Bei den Naturbeobachtern ließ das Populationsdenken das neue Konzept der Rassen als variable Populationen entstehen, von denen jede eine verschiedene geographische Geschichte hat. Es führte zur Entwicklung des biologischen Artbegriffs und kulminierte schließlich in der sogenannten neuen Systematik, die man richtiger als Populationssystematik bezeichnet (siehe Kapitel 6).

Es waren die Naturbeobachter, die das große Artproblem lösten, ein Problem, das die Genetiker entweder ganz und gar beiseitegeschoben oder ohne Erfolg auf typologische Weise beantwortet hatten. Die Naturbeobachter bewiesen, daß Arten keine essentialistischen Entitäten sind, die morphologisch charakterisiert werden können, sondern daß es sich bei ihnen vielmehr um Aggregate natürlicher Populationen handelt, die fortpflanzungsmäßig voneinander isoliert sind und artspezifische Nischen in der Natur ausfüllen. Ein umfassendes Verständnis des Wesens der Art wurde erst durch eine Reihe weiterer Einsichten möglich, etwa die Unterscheidung zwischen Taxon und Kategorie, die Erkenntnis, daß das Wort „Art“ eine Beziehung zum Ausdruck bringt wie etwa das Wort „Bruder“ und daß, philosophisch gesehen, ein Arttaxon ein Individuum ist und die Angehörigen einer Art „Teile“ dieses Individuums. Wie richtig diese Aussage ist, wird offensichtlich, wenn man bedenkt, daß die Gene aller Angehörigen einer Art Komponenten desselben Genpools sind (Ghiselin, 1974b; Hull, 1976; siehe auch Kapitel 6).

Speziation

Das neue Verständnis des Wesens von Populationen und Arten setzte die Naturbeobachter in die Lage, das uralte Problem der Artbildung zu lösen, das für alle unlösbar gewesen war, die auf Gen- oder Genotypebene nach der Lösung gesucht hatten. Auf dieser Ebene ist spontane Speziation durch eine drastische Mutation oder andere unbekannte Prozesse die einzige Lösung. Wie de Vries (1906) festgestellt hatte, „geht die Mutations-theorie davon aus, daß neue Arten und Varietäten durch gewisse Sprünge aus bestehenden Formen erzeugt werden“. Oder, wie Goldschmidt (1940, S. 183) bemerkt hatte: „Der entscheidende Schritt in der Evolution, der erste Schritt auf die Makroevolution hin, der Schritt von einer Art zu einer anderen erfordert eine andere evolutive Methode [d. h. den Ursprung von ‚hopeful monsters‘] als die der bloßen Akkumulation von Mikromutationen“. Die Naturforscher erkannten, daß das wesentliche Element des Artbildungsvorgangs nicht der daran beteiligte physiologische Mechanismus (Gene oder Chromosomen) ist, sondern die beginnende Art, d. h. eine Population. Dementsprechend definierte Mayr die geographische Speziation im Sinne der Populationstheorie:

„Eine neue Art entwickelt sich, wenn eine Population, die von ihrer Elternart geographisch isoliert ist, während dieser Zeit der Isolation Merkmale erwirbt, die bei Wegfallen der äußeren Schranken die Fortpflanzungsisolation fördern oder sicherstellen“ (Mayr, 1942, S. 155).

Der wichtigste begriffliche Fortschritt war eine klare Formulierung des Problems. Um die Artbildung zu erklären, reicht es nicht aus, den Ursprung der Variation oder evolutiver Veränderungen innerhalb von Populationen zu erklären. Was erklärt werden muß, ist der Ursprung der Fortpflanzungsisolation zwischen Populationen. Die Artbildung ist daher nicht so sehr der Ursprung neuer Typen, als vielmehr die Entstehung wirksamer Vorrichtungen gegen den Zufluß fremder Gene in Genpöole.

Diese Einsicht hatte eine mehr als hundertjährige Geschichte. Der erste, der feststellte, Artbildung sei in den meisten Fällen „geographisch“, war von Buch (1825). In aller Stärke findet sich dieses Konzept in Darwins Notizbüchern aus den Jahren 1837–1838 und in seinen Aufsätzen 1842 und 1844 (Kottler, 1978; Sulloway, 1979), sowie auch in Wallaces Aufsatz aus dem Jahre 1855. In späteren Jahren jedoch wurde es abgeschwächt (siehe Kapitel 9). Ab Mitte des 19. Jahrhunderts meinte Darwin, Speziation, insbesondere auf den Kontinenten, könne auch ohne strenge geographische Isolation stattfinden, und dies verwickelte ihn in eine hitzige Kontroverse mit Moritz Wagner.

Die Rolle der Isolation

Moritz Wagner (1813–1887), berühmter Reisender, Sammler und Geograph, hatte drei Jahre (1836–1838) auf die Erforschung Algeriens verwandt. Hier hatte er beobachtet, daß jede der flugunfähigen Käferarten (*Pimelia* und *Melasoma*) jeweils ohne Ausnahme auf einen Landstrich des nördlichen Küstengebiets zwischen zwei vom Atlasgebirge kommenden Flüssen beschränkt war. Sobald man einen Fluß überquerte, trat eine andere, aber nahe verwandte Art auf (Wagner, 1841, S. 199–200). Wagner konnte eine derartige isolierende Fähigkeit von Flüssen während seiner späteren Reisen in Westasien bestätigen, und dehnte seine Beobachtungen aus, indem er auf jeder der beiden Seiten von

Gebirgszügen (beispielsweise des Kaukasus) ansässige Faunen – bzw. im Fall von Gebirgsarten die Faunen wichtiger, durch Täler getrennter Gipfel (etwa der großen Vulkane der Anden) – miteinander verglich. Dabei kam er zu dem Ergebnis:

„Die Bildung einer wirklichen Varietät, welche Herr Darwin bekanntlich als ‚beginnende Art‘ betrachtet, wird der Natur nur da gelingen, wo wenige Individuen die begrenzenden Schranken ihres Standortes überschreitend sich von ihren Artgenossen auf lange Zeit räumlich absondern können“ (S. 19/20). „Ohne eine lange Zeit dauernde Trennung der Colonisten von ihren früheren Artgenossen kann nach meiner Überzeugung die Bildung einer neuen Art nicht gelingen ... Unbeschränkte Kreuzung, ungehinderte geschlechtliche Vermischung aller Individuen einer Species wird stets Gleichförmigkeit erzeugen und Varietäten, deren Merkmale nicht durch eine Reihe von Generationen fixiert worden sind, wieder in den Urschlag zurückstoßen“ (M. Wagner, 1868, S. 21).

Dies alles klingt wie eine recht vernünftige Beschreibung des geographischen Artbildungsprozesses. Leider jedoch verband Wagner dies mit einigen sonderbaren Gedanken über Variation und Auslese. Seiner Ansicht nach würde die Isolation der Gründerpopulation eine zunehmende Variabilität zur Folge haben, und er meinte auch, die natürliche Auslese habe nur in einer solchen isolierten Population wirklich Möglichkeit zu wirken (Sulloway, 1979).

Dies war zuviel für Darwin, der nicht nur sehr richtig darauf bestand, natürliche Auslese und evolutiver Wandel könnten ohne Isolation vorkommen, sondern auch recht deutlich zu verstehen gab, daß Isolation keine notwendige Vorbedingung für Artbildung sei. Darwin schließt seine Ablehnung von Wagners These mit der emphatischen Feststellung: „Mein stärkster Einwand gegen Ihre Theorie ist aber der, daß sie die mannigfaltigen Anpassungen im Baue jedes organischen Wesens nicht erklärt“ (*LDD*, III, S. 158; dt. *LLD*, III, S. 154), als ob Artbildung und Anpassung sich gegenseitig ausschlossen. Vielleicht sah sich Darwin durch Wagners Behauptung: „Organismen, welche ihr altes Verbreitungsgebiet nie verlassen, werden sich ebensowenig verändern, wie gewisse andere Organismen, denen die Natur ein ausgedehntes Wanderungsvermögen verliehen hat“, (1889, S. 82) zu dieser extremen Stellungnahme gezwungen; diese Behauptung war offenkundig nicht völlig richtig, kam aber vielleicht der Wahrheit näher als man in den ersten 75 Jahren, nachdem sie aufgestellt worden war, angenommen hatte.

Mit der Zeit wurde Weismann mit in den Streit hineingezogen. Er veröffentlichte (1872) eine Erwiderung an Wagner, die wohl die schwächste seiner sonst so hervorragenden Publikationen darstellt. Er änderte Wagners ursprüngliche Frage, „Können sich Arten ohne geographische Isolation vervielfältigen?“ ab und fragte, „Ist die Isolation selbst der Faktor, der für die Veränderungen in isolierten Populationen verantwortlich ist?“ und „Ist Isolation notwendig, damit Varietäten konstant werden?“ Wie in Darwins Schriften, wird auch hier an keiner Stelle die Frage des Erwerbs von Fortpflanzungsisolation erwähnt, und das gesamte Gewicht liegt auf dem Grad der morphologischen Unterschiede. Wie wenig Weismann und seine Zeitgenossen verstanden, was wirklich das Wesentliche an der Frage der Vervielfältigung von Arten ist, mag anhand des folgenden Zitats gezeigt werden:

„Es ist dabei ziemlich gleichgültig, durch welche Einflüsse sie [auf isoliertem Gebiet vorkommende endemische Arten] entstanden sind, ob durch Amixie in der Varia-

tionsperiode oder durch natürliche Züchtung, welche die Einwanderer der veränderten Lebensbedingungen des isolierten Gebietes anzupassen suchte. Die Abänderung kann sogar durch Einflüsse bedingt worden sein, welche gar nicht mit der Isolierung zusammenhängen, wie z. B. durch direkte Einwirkung physikalischer Lebensbedingungen oder durch den Prozeß der geschlechtlichen Züchtung.“ (Weismann 1872, S. 107–108).

Wagner stand mit seinem Beharren auf der Bedeutung der geographischen Isolation völlig allein. A. R. Wallace ergriff ganz und gar Darwins Partei und kam zu dem Schluß, „daß die geographische oder örtliche Isolation für die Differenzierung von Arten keineswegs essentiell ist, da dasselbe Resultat auch von der beginnenden Art erzielt wird, die unterschiedliche Gewohnheiten erwirbt oder einen anderen Standort bewohnt; und auch durch die Tatsache, daß verschiedene Varietäten derselben Art dafür bekannt sind, daß sie zur Paarung ihresgleichen bevorzugen und somit eine physiologische Isolation höchst wirksamer Art herbeiführen“. Es erübrigt sich, darauf hinzuweisen, daß Wallace keinerlei Beweis für irgendeine dieser Behauptungen vorbrachte.

Der ironische Aspekt der Kontroverse zwischen Darwin und Wagner ist, daß sie beide beständig aneinander vorbeiergriffen. Wagner bestand darauf, Fortpflanzungsisolation könne gewöhnlich nicht ohne geographische Isolation erworben werden. Darwin, der gerade zu dieser Zeit sehr stark von dem Prinzip der Divergenz fasziniert war, antwortete, „daß weder Isolation, noch die Zeit für sich allein irgendetwas für die Änderung von Arten tun“ (LLD, II, S. 335–336), als habe Wagner das Auftreten der phyletischen Evolution geleugnet. In seiner gesamten Korrespondenz mit Wagner, Semper und Weismann wird deutlich, daß Darwin nicht verstand, wie schwierig das Problem des Erwerbs der Fortpflanzungsisolation tatsächlich ist.

Eine Hauptschwierigkeit lag darin, daß diejenigen, die sich in späteren Jahren an dem Streit beteiligten (Romanes, Gulick und sogar Wallace) (Lesch, 1975) nicht deutlich zwischen geographischer und Fortpflanzungsisolation unterschieden, ebensowenig wie zwischen individueller und geographischer Variation, und daß sie die Speziation häufig so behandelten, als sei sie dasselbe wie natürliche Auslese [14]. Besonders peinlich ist die Verwirrung in den Schriften von Romanes, der den irreführenden Ausdruck „physiologische Auslese“ für Fortpflanzungsisolation erfand. Es liegt immer noch keine völlig kritische Analyse dieser Literatur vor, man kann aber im großen und ganzen zwei Lager erkennen: jene, die Darwin folgten, der nicht klar zwischen den beiden Arten von Isolation unterschied (unter ihnen Weismann, Semper, Romanes, Gulick und Wallace), und die anderen, die in Anlehnung an Wagner die geographische Isolation als einen Faktor *sui generis* und als unerläßlich für die Artbildung ansahen (etwa Seeböhm, K. Jordan, D. S. Jordan, J. Grinnell, eine ganze Reihe von Entomologen wie Bates und vielleicht Meldola und Poulton, sowie auch Kerner und Wettstein unter den Botanikern).

Nach 1900 geriet die Theorie der Artbildung durch geographische Isolation fast völlig in den Hintergrund, da in der von Bateson und de Vries entwickelten Mutationstheorie die Isolation nicht mehr als notwendig galt. Es ist D. S. Jordan, K. Jordan, Stresemann, Rensch, Mertens und anderen Taxonomen zu verdanken, daß die Bedeutung der geographischen Isolation für die Speziation nicht ganz und gar vergessen wurde. Doch noch 1937 nahm Dobzhansky in seine Liste der Isolationsmechanismen sowohl die inneren genetischen Faktoren als auch äußere geographische Schranken auf. Eine der

Hauptthesen von Mayrs Werk *Systematics and the Origin of Species* (1942) war, daß ein fundamentaler Unterschied zwischen den beiden Arten von Isolationsfaktoren besteht und daß, worauf Wagner und K. Jordan zuvor bestanden hatten, die geographische Isolation eine Voraussetzung für den Aufbau innerer Isolationsmechanismen ist. Eine weitere begriffliche Klärung wurde durch eine Definition der Isolationsmechanismen im Sinne der Populationstheorie erreicht (Mayr, 1970, S. 56). Dennoch verwechseln einige Autoren sogar heute noch die Mechanismen der Artbildung (Gene, Chromosomen und so fort) mit den örtlichen Gegebenheiten der Population, in denen Artbildung stattfindet (d. h. ob die Populationen sympatrisch oder allopatrisch sind), denn sie erkennen nicht, daß die beiden Aspekte unabhängig voneinander und zwangsläufig gleichzeitig beteiligt sind. Seit 1942 ist die Bedeutung der geographischen Speziation, wie sie von den Naturbeobachtern entwickelt worden ist, nicht mehr bestritten worden. Die wichtigste Frage, die kontrovers geblieben ist, ist die relative Bedeutung alternativer Vorgänge, etwa die plötzliche Artbildung (durch Polyploidie und anderen Chromosomenumbau) und sympatrische Artbildung.

Noch einen weiteren Beitrag leisteten die Naturforscher zum Evolutionsgedanken: sie erkannten die adaptive Natur der intraspezifischen geographischen Variation. Dies bedeutete eine außerordentliche Stärkung der These der allmählichen Evolution. Tieferdenkende Naturbeobachter hatten schon lange vor 1859 beobachtet, daß es nicht nur in vielen Arten unterschiedliche Populationen gibt (geographische Variation), sondern auch, daß ein großer Teil dieser Variation allmählich und mit Umweltfaktoren korreliert ist, d. h. daß er adaptiv ist (Gloger, 1833; Bergmann, 1847). Die intensive Erforschung solcher klimatischer Variation durch Allen (siebziger Jahre des 19. Jahrhunderts), Sumner (zwanziger Jahre des 20. Jahrhunderts) und Rensch (zwanziger und dreißiger Jahre) bestätigte in überzeugender Weise Darwins These von der Allmählichkeit des evolutiven Wandels wie auch von der Bedeutung der Umwelt (Mayr, 1963, S. 309–333). Ähnliche, aber weniger systematische Studien wurden an Pflanzen durchgeführt, insbesondere durch die Versetzung nördlicher Exemplare von Baumarten in südliche Breitengrade; auch diese Experimente bestätigten die klima-korrelierte geographische Variation (Langlet, 1971; Stebbins, 1979). Solange jedoch die frühen Mendelisten darauf beharrten, genetische Variation sei drastisch und diskontinuierlich, wurde diese adaptive geographische Variation von den meisten Naturforschern (vor den frühen dreißiger Jahren) als wichtiger Beweis zugunsten der indirekten Vererbung angesehen (Rensch, 1929).

Die Synthese der Evolutionsbiologie

Während des ersten Drittels des 20. Jahrhunderts schien die Kluft zwischen den experimentell arbeitenden Genetikern und den Naturbeobachtern so tief und breit zu sein, daß es aussah, als sei sie durch nichts zu überbrücken. Der hervorragende deutsche Biologe von Buddenbrock schrieb 1930: „Der Streit . . . wogt noch heute genau so unentschieden hin und her wie vor siebzig Jahren. Keine Partei ist in der Lage gewesen, der anderen wesentlichen Abbruch zu tun, und es ist anzunehmen, daß sich hieran auch so bald nichts ändern wird“ (S. 86). Wie aus der zeitgenössischen Literatur deutlich genug hervorgeht, sprachen die Angehörigen der zwei Lager weiterhin verschiedene Sprachen, stellten verschiedene Fragen, vertraten verschiedene Vorstellungen (Mayr und Provine, 1980).

Wie war dieser tote Punkt zu überwinden? Wie konnten beide Lager überredet werden zuzugeben, daß einige ihrer Annahmen falsch waren oder – insbesondere im Fall der Experimentalbiologen – daß in ihrem erklärenden System wichtige Komponenten fehlten? Zwei Bedingungen mußten erfüllt sein, bevor die beiden Lager vereinigt werden konnten:

1. es mußte eine jüngere Gruppe von Genetikern heranwachsen, die sich für die organische Vielgestaltigkeit und die Populationsaspekte der Evolution interessierten, und
2. die Naturbeobachter mußten lernen, daß die genetische Interpretation dieser zweiten Genetikergeneration Gradualismus und natürlicher Auslese nicht mehr ablehnend gegenüberstand.

Als das erreicht war, begegneten sich beide Standpunkte, und zwar recht plötzlich und vollständig in einer Zeitspanne von etwa einem Jahrzehnt, von 1936 bis 1947. In diesen Jahren akzeptierten die Biologen aus den verschiedensten Untergebieten der Evolutionsbiologie und aus mehreren Ländern zwei wichtige Prinzipien:

1. daß die Evolution allmählich vor sich geht, was mit kleinen genetischen Veränderungen und Rekombination sowie dem anschließenden Ordnen dieser genetischen Variation durch natürliche Auslese zu erklären ist, und
2. daß man durch Einführen des Populationskonzepts, durch Betrachten der Arten als fortpflanzungsmäßig isolierte Gruppen von Populationen und durch die Analyse der Wirkung ökologischer Faktoren (Nischenbesetzung, Konkurrenz, adaptive Radiation) auf die organismische Vielfalt und auf den Ursprung höherer Taxa alle Evolutionserscheinungen auf eine Weise erklären kann, die sowohl mit den bekannten genetischen Mechanismen als auch mit dem auf Beobachtung gegründeten Beweismaterial der Naturforscher übereinstimmt.

Julian Huxley (1942) gab dem in diesen zwei Punkten erzielten Konsensus den Namen *Synthese der Evolution*. Diese Synthese erforderte, daß die Naturbeobachter ihre These der indirekten Vererbung aufgaben und die Experimentalbiologen vom typologischen Denken Abstand nahmen und den Ursprung der Vielgestaltigkeit in ihr Forschungsprogramm aufzunehmen bereit waren. Damit verlor das Konzept des „Mutationsdruckes“ an Gültigkeit, und man setzte stattdessen größeres Vertrauen in die Gewalt der natürlichen Auslese verbunden mit einer neuen Einsicht in die gewaltige Fülle der genetischen Variation in natürlichen Populationen.

Damit ist gesagt, was während der Synthese geschah; es erklärt aber nicht, wie sie zustande kam. Heutzutage herrscht allgemeine Übereinstimmung darin, daß die Versöhnung das Werk einer Handvoll von Evolutionisten war, denen es gelang, Brücken zwischen verschiedenen Gebieten zu schlagen und Mißverständnisse auszuräumen.

Die Architekten der synthetischen Theorie der Evolution

Welche Qualifikationen mußte ein Evolutionist besitzen, um als Brückenbauer wirken zu können? Zu allererst mußte er mehr sein als ein eng auf sein Fachgebiet begrenzter Spezialist. Er mußte bereit sein, sich mit biologischen Bereichen außerhalb seines eigenen Fachgebiets vertraut zu machen und die neuen Befunde dieser anderen Zweige auf-

zunehmen. Er mußte flexibel sein und imstande, frühere Ideen aufzugeben und sich neue zu eigen zu machen. Sumner, Rensch und Mayr zum Beispiel, die ursprünglich von der indirekten Vererbung überzeugt waren, übernahmen, nachdem sie sich mit den neuen genetischen Erkenntnissen vertraut gemacht hatten, eine streng neo-darwinistische Auslegung. Eine kritische Analyse der Schriften der Architekten der synthetischen Evolutionstheorie steht noch aus. Welches waren ihre neuen Ideen, wenn sie überhaupt neue Vorstellungen hatten? War es eine reiche Ansammlung von Fakten, die den entscheidenden Anstoß gab? Sie rückten konkrete Evolutionsphänomene (Speziation, adaptive Radiation, Evolutionstrends und so weiter) in den Mittelpunkt ihrer Aufmerksamkeit; war es das, was besonders wirksam war? Welche neuen genetischen Einsichten trugen am meisten dazu bei, Mißverständnisse aufzuklären? Welche spezielle Rolle spielte jeder dieser „Brückenbauer“? Keine dieser Fragen (und es gibt noch viele andere) ist erschöpfend beantwortet worden. Man hat gerade erst begonnen, die Synthese der Evolutionstheorie zu studieren (Mayr und Provine, 1980).

Wenn wir als Architekten der Synthese diejenigen Autoren definieren, die mit wichtigen Publikationen tatsächlich Brücken zwischen verschiedenen Zweigen geschlagen haben, so fallen uns insbesondere sechs Namen ein: Dobzhansky (1937), Huxley (1942), Mayr (1942), Simpson (1944; 1953), Rensch (1947) und Stebbins (1950). Es muß hervorgehoben werden, daß zahlreiche andere Evolutionisten mitgeholfen hatten, den Boden vorzubereiten, auf dem die Brücken gebaut werden konnten, und die wichtige Baumaterialien geliefert hatten. Dazu gehörten vor allem Chetverikov und Timofeeff-Ressovsky in der UdSSR; Fisher, Haldane, Darlington und Ford in England; Sumner, Dice, Sturtevant und Wright in den Vereinigten Staaten; Baur, Ludwig, Stresemann und Zimmermann in Deutschland; Teissier und l'Héritier in Frankreich und Buzzati-Traverso in Italien. Zwei Vielmännerbücher trugen ebenfalls zur synthetischen Theorie bei: Das von Heberer herausgegebene Buch *Die Evolution der Organismen* (1943) und Julian Huxleys *The New Systematics* (1940).

Die zehn oder zwölf Personen, die am aktivsten an der Synthese beteiligt waren, füllten jeder seine eigene spezielle Nische aus. Wenn man die Namen Dobzhansky, Simpson, Mayr, Rensch, Huxley und Stebbins nennt, so wird dies deutlich. Aber sie hatten auch alle eins gemeinsam: sie hatten die Kommunikationskluft zwischen den verschiedenen Schulen der Evolutionslehre erkannt und versuchten, sie zu überbrücken, indem sie den Genfrequenz-Ansatz von T. H. Morgan, R. A. Fisher und anderen mit dem Populationsdenken der Naturbeobachter in Einklang brachten.

So erstaunlich das plötzliche Auftreten der synthetischen Theorie der Evolution war, ebenso erstaunlich war auch die Geschwindigkeit, mit der sie sich in der Evolutionsbiologie verbreitete. Auf einem internationalen Symposium, das vom 2. bis 4. Januar 1947 in Princeton (USA) abgehalten wurde, und an dem Vertreter der verschiedensten Gebiete und Schulen (mit Ausnahme kompromißloser Lamarckisten) teilnahmen, herrschte generelles und einstimmiges Einverständnis mit den Ergebnissen der Synthese. Alle Beteiligten übernahmen die Allmählichkeit der Evolution, die überragende Bedeutung der natürlichen Auslese und den Populationsaspekt des Ursprungs der Vielfalt (Jepsen, Mayr und Simpson, 1949). Andere Biologen waren nicht völlig bekehrt. Das läßt sich aus den großen Anstrengungen erkennen, die Fisher, Haldane und Muller noch in den vierziger und fünfziger Jahren machten, um immer wieder von neuem das Beweismaterial zugunsten der Universalität der natürlichen Auslese darzustellen; ebenso auch aus einigen recht agnostischen Aussagen einiger führender Biologen, etwa Max Hartmann.

Unter den Beteiligten an der Synthese der Evolution wie auch unter den Historikern herrscht völlige Einigkeit darüber, daß es vor allem eine spezifische Veröffentlichung war, die den Anfang der synthetischen Theorie ankündigte und die in der Tat mehr als alle anderen für sie verantwortlich war, Dobzhanskys *Genetics and the Origin of Species* (1937). Wie L. C. Dunn in seinem Vorwort sehr richtig schrieb, symbolisiert das Buch „etwas, das nur als Zurück-zur-Natur-Bewegung bezeichnet werden kann“. Bereits das erste Kapitel war der organischen Vielgestaltigkeit gewidmet, und andere Kapitel befaßten sich mit der Variation in natürlichen Populationen, Auslese, Isolationsmechanismen und Arten als natürlichen Einheiten. Dobzhansky hatte das tiefe Verständnis des Naturforschers für Evolutionsfragen erfolgreich mit dem Wissen verschmolzen, das er in den dutzend Jahren zuvor als experimentell arbeitender Genetiker erworben hatte. Er war in der Tat der erste, der eine solide Brücke von dem Lager der Experimentalbiologen zu dem der Naturbeobachter schlug.

Die Synthese der Evolutionsbiologie machte zahlreichen alten Kontroversen ein für alle Mal ein Ende und bereitete damit den Weg für die Erörterung völlig neuer Probleme. Es war eindeutig das entscheidendste Ereignis in der Geschichte der Evolutionsbiologie seit Veröffentlichung von *Origin of Species* im Jahre 1859. Für Historiker und Wissenschaftsphilosophen stellt sie jedoch insofern ein Rätsel dar, als es ihnen nicht klar ist, wie sie in die Theorie des wissenschaftlichen Fortschritts hineinpaßt. Sie war eindeutig keine Revolution; sie war zweifellos nichts anderes als das schließliche Ausreifen von Darwins Evolutionstheorie. Verdient sie aber dann überhaupt den Beinamen *Synthese*? Ich behaupte dies mit allem Nachdruck.

Weiter oben habe ich die radikal verschiedenen Denkweisen und Anliegen der beiden evolutionsbiologischen Lager beschrieben, das der experimentierenden Genetiker und das der vom Populationsdenken durchdrungenen Naturbeobachter. Sie repräsentierten in der Tat zwei sehr verschiedene „Forschungstraditionen“, wie Laudan (1977) es nannte. Laudan stellt fest, daß „es Zeiten gibt, in denen zwei oder mehr Forschungstraditionen, weit davon entfernt, einander zu untergraben, miteinander verschmolzen werden können und somit eine Synthese erzeugen, die im Vergleich zu jeder der beiden früheren Forschungstraditionen einen Fortschritt darstellt“ (S. 103). Was in den Jahren von 1936 bis 1947 geschah, war gerade eine solche Synthese von zwei Forschungstraditionen, die vorher unfähig gewesen waren, miteinander zu kommunizieren. Es gab keinen Sieg von einem Paradigma über ein anderes, wie dies in Kuhns Theorie der wissenschaftlichen Revolutionen beschrieben ist, sondern vielmehr „einen Austausch“ der lebensfähigsten Komponenten der beiden zuvor miteinander konkurrierenden Forschungstraditionen. Aus diesem Grunde wäre es nicht korrekt, wollte man behaupten, die Synthese habe lediglich darin bestanden, daß die Naturbeobachter die neueren Ergebnisse der Genetik akzeptierten. Man würde dabei übersehen, welche große Zahl von Begriffen von den Naturforschern beigetragen worden ist: Populationsdenken, die Dimensionalität der polytypischen Art, der biologische Artbegriff (in dem die Art als fortpflanzungsmäßig und ökologisch autonome Einheit definiert wird), die Rolle des Verhaltens und der Funktionsänderung bei der Entstehung evolutiver Neuheiten sowie die ganze Betonung der Evolution der Vielgestaltigkeit. Alle diese Konzepte sind für ein volles Verständnis der Evolution unerlässlich und doch hatten sie im Begriffsrahmen der experimentell arbeitenden Genetiker bis dahin praktisch gefehlt.

Kurzfristig gesehen war es vielleicht die Ablehnung einer Reihe falscher Auffassungen, die die größte Wirkung auf die Evolutionsbiologie hatte. Dazu gehören indirekte

Vererbung, Saltationismus, evolutionärer Essentialismus und autogenetische Theorien. Die Synthese der Evolution bestätigte mit Nachdruck die überwältigende Bedeutung der natürlichen Auslese, des Gradualismus, der dualistischen Natur der Evolution (Anpassung und Erzeugung von Vielgestaltigkeit), der Populationsstruktur von Arten, der evolutiven Rolle der Art und der direkten Vererbung. Obgleich dies auf ein drastisches Einengen der dem Evolutionisten zur Verfügung stehenden Optionen hinauslief, ließ es noch viele Probleme ungelöst. Man kann diese Probleme in zwei Kategorien einordnen, die in folgenden zwei Fragen zusammengefaßt werden können:

1. Welche Bedeutung kommt einem gegebenen Phänomen (Auslese, allmähliche Evolution, biologische Art usw.) zu?
2. Wie wirkt ein gegebenes Evolutionsprinzip oder eine gegebene evolutive Erscheinung tatsächlich in einem einzelnen Fall, und welche neuen Probleme wirft dies auf (angewandt auf Auslese, Isolation, Erzeugung von Variation und stochastische Prozesse usw.)?

13 Die Entwicklung nach der Synthese der Evolutionsbiologie

In der Geschichte der Evolutionsbiologie läßt sich eine Reihe relativ gut abgegrenzter Perioden erkennen. Das Hauptanliegen der Evolutionisten in der Zeit von 1859 bis etwa 1895 war der Beweis der Evolution und die Erstellung der verschiedenen Stammbäume. Die Evolutionsbiologie konzentrierte sich vor allem auf die phylogenetische Forschung. Von etwa 1895 bis zum Beginn der Synthese der Evolutionstheorie (1936) waren Forschung und Literatur auf dem Gebiet der Evolutionsbiologie von Kontroversen beherrscht. Die großen Fragen der Epoche waren: Ist die Evolution allmählich oder saltationistisch? Ist die Vererbung indirekt oder direkt? Ist der genetische Wandel auf Mutationsdruck oder Selektionsdruck zurückzuführen? Die Zeitspanne von 1936 bis in die sechziger Jahre stand unter dem Zeichen der Synthese der Evolutionstheorie und der Ausarbeitung feinerer Details der neuen Erkenntnisse. Der auf dem Evolutionsdenken fußende Ansatz beherrschte alle Forschungsarbeit, und es machte sich ein neues Interesse an der Vielfalt, insbesondere auf der Ebene von Populationen und Arten, bemerkbar; die Analyse der adaptiven Aspekte der Variation ergab, daß sie durch Selektionskräfte bedingt ist; alle genetischen Interpretationen jedoch waren von dem Begriff der Genfrequenz beherrscht.

Spätere Entwicklungen in der Evolutionsbiologie sind diffus. Sie schließen ein starkes Interesse an den stochastischen Komponenten der Variation und die Erkenntnis der Vielfalt des genetischen Materials (in Gestalt verschiedener Typen von DNA) ein. Auf breiter Front wurden Kontakte mit der Ökologie und Verhaltensbiologie hergestellt, und das Studium der Evolution der Makromoleküle und ihrer Rolle in der Evolution wurde zu einem immer wichtigeren Zweig der Evolutionsbiologie. Alle diese Entwicklungen hatten zur Folge, daß das Studium der Evolution zu einer höchst vielfältigen Wissenschaft geworden ist. Ja, noch mehr als das! Die Ausdehnung des Evolutionsdenkens auf alle Zweige der Biologie brachte es mit sich, daß die Schranken zwischen der Evolutionsbiologie und anderen Gebieten der Biologie fielen, so daß es heutzutage unmöglich ist zu sagen, ob solche Gebiete wie Evolutionsökologie, Evolutionsethologie und Molekularevolution unter die Evolutionsbiologie gerechnet werden sollten oder unter die Nachbargebiete, mit denen sie verschmolzen sind. Vielleicht am bedeutsamsten ist, daß es heute für einen Biologen endlich respektabel geworden ist, Warumfragen zu stellen, ohne in den Verdacht zu geraten, Teleologe zu sein.

Die vereinheitlichte Interpretation des Evolutionsvorganges hatte einen höchst vorteilhaften Einfluß auf die Stellung der Evolutionsbiologie im Gesamtbereich der Biologie. Durch das Ausschalten aller Auslegungen, die implizit einen Konflikt mit physikalisch-chemischen Erklärungen signalisierten (nämlich vitalistischer oder teleologischer Theorien), erwarb die Evolutionsbiologie ein weit größeres Ansehen als sie es während

der vorangehenden Periode genossen hatte, in der sie von experimentell arbeitenden Biologen als „spekulativ“ abgetan wurde. Die neue Einsicht, wie sie sich aus der Klärung der DNA-Struktur im Jahre 1953 ergab, daß die lebende Materie aus zwei grundlegend verschiedenen Komponenten besteht, einer historischen (dem genetischen Programm) und einer funktionalen (den übersetzten Proteinen), machte es unverzüglich notwendig, die Kausalanalyse aller biologischen Phänomene auf die historische Komponente auszudehnen. Die Folge davon war die Anerkennung, daß es nicht nur legitim, sondern in der Tat wesentlich ist, daß jede relativ vollständige biologische Analyse ein Studium der Evolutionsgeschichte aller Komponenten lebender Organismen einschließen muß. Diese Ausweitung des Evolutionsdenkens hat alle Zweige der Biologie beeinflußt.

Die Evolutionsbiologie ist gewiß ein ausgezeichnetes Beispiel dafür, wie sich in einer wissenschaftlichen Disziplin Interessen und Forschungsprogramme verschieben können. Meine vereinfachte Beschreibung läßt jedoch nicht erkennen, daß kaum jemals ein Ansatz völlig aufgegeben wird, selbst wenn sich vielversprechende neue Ansätze eröffnen, und ebenso bleibt unerwähnt, daß die Wurzeln jedes neuen Ansatzes gewöhnlich mehrere Jahrzehnte vor das Datum zurückreichen, an dem er produktiv zutage tritt. Jede neue Technik dient wahrscheinlich als Anlaß zum Entstehen neuer Ansätze, und das gleiche dürfte auch für jeden Fall gelten, in dem ein Forscher von einem Arbeitsgebiet auf ein anderes umsteigt. Es liegt auf der Hand, daß es unmöglich ist, die volle Komplexität der Fortschritte in der Evolutionsbiologie – oder überhaupt in jeder wissenschaftlichen Disziplin – angemessen darzustellen.

Im Jahre 1946 wurde in den Vereinigten Staaten eine besondere Gesellschaft zur Förderung des Studiums der Evolution gegründet, und 1947 rief Ernst Mayr die Zeitschrift *Evolution* ins Leben, die der Forschung in der Evolutionsbiologie gewidmet ist. Auch die Zeitschrift *The American Naturalist*, die in den dreißiger Jahren weitgehend zu einer Zeitschrift der Experimentalbiologie geworden war, kehrte nach der synthetischen Evolutionstheorie zu ihrer Spezialisierung auf Evolutionsbiologie zurück. Darüber hinaus wurden in den Vereinigten Staaten wie auch in anderen Ländern andere Periodica im Bereich der Evolution gegründet, z. B. in Deutschland die *Zeitschrift für instruktive Abstammungen und Vererbungslehre*. Die Zahl neuer Lehrbücher über Evolution wächst ständig an, und das gleiche gilt für Kurse in Evolutionsbiologie, die in Colleges und Universitäten gehalten werden. Die Literatur ist heute in solchem Maße angewachsen, daß häufige Übersichtsartikel nötig sind.

Diese Fülle an Aktivität stellt den Historiker vor ein schwieriges Problem. Es erweist sich inzwischen als völlig unmöglich, die Fortschritte in jüngster Zeit auch nur halbwegs angemessen zu analysieren. Das Beste, was ich tun kann, ist, einige jüngere Forschungen in ihren wichtigsten Grundzügen zu skizzieren und zumindest ein paar der unbeantworteten Fragen zu nennen, die in den Augen der heutigen Generation von Evolutionsbiologen besonders faszinierend sind. Für Angaben sachdienlicher Literatur muß ich auf die zeitgenössischen Zeitschriften und einige neuere Lehrbücher verweisen [1]. Lassen Sie mich zunächst Evolutionsprobleme anführen, mit denen sich Populationsgenetiker und Molekularbiologen in den letzten Jahren beschäftigt haben.

Populationsgenetik

Seit den dreißiger Jahren dieses Jahrhunderts war das Hauptziel der Populationsgenetik, die Folgerungen aus mathematischen Formulierungen populationsgenetischer Art durch Feldforschung und an Populationen im Laboratorium experimentell zu überprüfen. Diese Arbeit stand unter dem Zeichen der Definition der Evolution als „Veränderung von Genfrequenzen in Populationen“. Hervorragend in dieser Forschungstradition ist die wichtige Serie von Dobzhansky und Mitarbeitern, die 1938–1976 unter dem Titel *The Genetics of Natural Populations* erschien und sich weitgehend mit *Drosophila pseudoobscura* und ihren Zwillingarten befaßt (Lewontin et al., 1981). Dobzhansky hatte sich die Aufgabe gesetzt, Zahlenwerte für Selektionsdruck, Genfluß, effektive Populationsgröße, Häufigkeit von letalen und anderen verborgenen rezessiven Genen sowie andere Faktoren von möglicher evolutionärer Bedeutung zu bestimmen [2]. Von besonderem Vorteil bei diesen Forschungen war, daß die erforschte Art, wie die meisten anderen *Drosophila*-Arten, reich an parazentrischen Chromosomeninversionen ist (erkennbar an der Bandmusterung der Riesenchromosomen in den Speicheldrüsen), von denen jede ein etwas verschiedenes geographisches Verbreitungsgebiet besitzt. Dobzhansky stellte fest, daß die relative Häufigkeit einer Inversion nicht nur geographisch, sondern auch jahreszeitlich, und in einigen Fällen während einer Reihe von Jahren variieren kann. Einige Regelmäßigkeiten deuteten darauf hin, daß die Frequenz durch Auslese kontrolliert war, und dies wurde experimentell bestätigt. Mayr (1945) versuchte, die Genanordnungen als Ökotypen zu interpretieren, die so angepaßt sind, daß die Träger verschiedener Inversionen unterschiedliche örtliche Nischen bewohnen konnten. Dies ist anschließend von Coluzzi et al. (1977) für Genanordnungen bei Mücken (*Anopheles*) bestätigt worden. Am bemerkenswertesten ist, daß Träger verschiedener Genanordnungen nicht nur eine unterschiedliche Fitneß für verschiedene Nischen besitzen, sondern daß darüber hinaus ihr Verhalten die Fähigkeit einschließt, die richtige Nische zu entdecken.

Ein wichtiger technologischer Fortschritt beim Studium von *Drosophila*-Populationen ist Teissier und l'Héritier zu verdanken, die einen „Populationskäfig“ erfanden, in dem *Drosophila*-Populationen verschiedener Größe und unterschiedlicher genetischer Heterogenität mehrere Generationen lang gehalten werden konnten, ohne daß neue Fremdgene eindringen; setzte man diese Käfige verschiedenen Temperatur- und Nahrungsbedingungen aus, so konnte man verschiedene Gene und Genkombinationen auf relative Fitneß testen und Selektionsdrucke berechnen. Dobzhansky und andere griffen bald diese Methode auf. Sie wird heute mit allerlei Modifikationen in zahlreichen Genetiklaboratorien benutzt und erwies sich als ausgezeichnetes Hilfsmittel beim experimentellen Studium der natürlichen Auslese in Populationen.

Molekularbiologie

Seitdem die Biochemie als Zweig der Biologie besteht, waren viele Befunde dieses Fachgebiets für die Evolutionsbiologie wichtig, obgleich man dies nicht sofort erkannte. Man könnte an dieser Stelle die Entdeckung des „Nukleins“ durch Miescher im Jahre 1869, die Arbeit von Nuttall in der Immunologie, die von Garrod über angeborene Stoffwechselsehler, von Landsteiner über Blutgruppen und die späteren Forschungen von Beadle

und Tatum erwähnen. Der raketenartige Aufstieg der Molekularbiologie begann jedoch tatsächlich erst mit der Aufklärung der DNA-Struktur im Jahre 1953. Dies wirkte sich zunächst nur wenig auf die zuvor etablierten evolutionären Konzepte aus. Von größter unmittelbarer Bedeutung war die Entdeckung, daß die Translation von Nukleinsäuren zu Peptiden und Proteinen eine Einbahnstraße ist (das „zentrale Dogma“). Diese Entdeckung lieferte den letzten und schlüssigen Beweis für die Unmöglichkeit der Vererbung erworbener Eigenschaften.

Die außerordentliche Präzision und Zuverlässigkeit der Replikation des Keimplasmas während jeder Kernteilung stellte bis vor kurzem kein begriffliches Problem dar. Die Essentialisten hielten sie für selbstverständlich, und wer an indirekte Vererbung glaubte, hielt sie für irrelevant. Die Biophysiker jedoch waren ziemlich verblüfft über den fast fehlerfreien Ablauf des komplizierten Replikationsprozesses. Ein gelegentlicher Fehler wurde natürlich aufgezeichnet, und das ist es, was der Genetiker Mutation nennt. Für den Evolutionisten war die Fehlerspanne nicht besonders beunruhigend, wußte er doch, welch immense Zahl von Gameten und Zygoten in jedem Fall vor oder während der Entwicklung verlorengehen. Unerwartet war die Entdeckung von Reparaturmechanismen, die die anschließende Reparatur von Replikationsfehlern erlauben. Die Existenz dieser Mechanismen wirft Fragen hinsichtlich der Definition der „Mutationsrate“ auf, aber sie helfen die Seltenheit beobachteter Replikationsfehler zu erklären.

Der Befund, daß der genetische Code im großen und ganzen bei allen Organismen, einschließlich der Prokaryonten, identisch ist, kam als wichtiger Faktor zu dem Beweismaterial hinzu, demzufolge sich alles Leben auf der Erde, wie es heute existiert, auf einen einzigen Ursprung zurückverfolgen läßt. Diese und einige andere Entdeckungen der Molekularbiologie haben dazu beigetragen, die Biologie zu vereinfachen und zu vereinen, doch hat es auch andere Ergebnisse gegeben, die möglicherweise gewisse Modifikationen in der genetischen Theorie oder zumindest in unserem Verständnis der genetischen Prozesse erfordern.

Die frühen Analysen in der Molekularbiologie wurden zum größten Teil an Viren und Bakterien vorgenommen, und nach dem Occamschen Prinzip ging man von der Annahme aus, daß die Befunde aus der Analyse der Prokaryonten unverändert auf die Eukaryonten angewandt werden könnten. Neuere Studien zeigen jedoch, daß diese Annahme nicht unbedingt gültig ist. Insbesondere ist es heutzutage offenkundig, daß das Eukaryonten-Chromosom eine sehr komplexe, von dem einfachen DNA-Doppelspiralstrang der Prokaryonten radikal verschiedene Struktur besitzt. Stattdessen ist die DNA aufs engste mit verschiedenen Proteinen, insbesondere Histonen, verbunden, mit denen sie Molekülaggregate (Nucleosomen) unterschiedlicher Größe bildet, die funktional verschieden zu sein scheinen. Gegenwärtig sind diese Forschungen in erster Linie für die physiologische Genetik von Interesse, es kann aber kaum ein Zweifel daran bestehen, daß schließlich die Kenntnis der DNA-Organisation in den Eukaryonten-Chromosomen die Antwort auf mehrere noch offene Evolutionsfragen geben könnte, etwa hinsichtlich der Kontrolle von Evolutionstrends, der Stabilität des Phänotyps in vielen Evolutionslinien, rascher Umstellungen zu neuen Evolutionsstufen im Verlauf genetischer Umwälzungen und so weiter. Es ist sehr gut möglich, daß wir an der Schwelle wichtiger Entdeckungen stehen.

Als Nirenberg und Matthaei 1961 die Entschlüsselung des genetischen Code gelang, war man weithin der Überzeugung, daß nunmehr das letzte große Problem der Molekularbiologie gelöst sei. Tatsächlich jedoch macht man seither in immer rascherer Aufein-

anderfolge eine unerwartete Entdeckung nach der anderen. Am meisten haben sich diese Entdeckungen bisher auf Aspekte der Genphysiologie ausgewirkt, es läßt sich aber nicht daran zweifeln, daß alle diese Genaspekte auch für die Evolution von Bedeutung sind, wie gewiß deutlich werden wird, sobald die molekularen Vorgänge völlig verstanden sind.

Die die genetischen Prozesse steuernden Strukturen sind von submikroskopischen Ausmaßen, und einige Molekularbiologen waren außerordentlich erfinderisch bei der Entwicklung neuer Techniken, die Schlüsse auf Molekülstrukturen, molekulare Vorgänge sowie ihre Variation erlauben. In der Tat ist es gegenwärtig so, daß man durch die Anwendung neuer Techniken mehr über Molekularevolution lernt als durch die Entwicklung neuer Begriffe. Eine der wichtigsten dieser Techniken, die zuerst von Clem Markert angewandt wurde, ist die Stärkegelelektrophorese [3]. Lösliche Proteine in einem Gel legen in einem elektrischen Feld je nach ihrer Größe und ihren elektrischen Eigenschaften verschieden lange Wege zurück und können so voneinander getrennt werden. Jedes Protein kann in dem Gel mittels einer unterschiedlichen Färbemethode sichtbar gemacht werden. Mit dieser Methode läßt sich der Genotypus eines Individuums ohne Kreuzungsanalyse unmittelbar bestimmen. In der Tat kann man auf diese Weise 20, 30 oder sogar mehr als 70 Genloci gleichzeitig auf die Existenz von Allelen hin analysieren. Mit dieser Methode kann man etwa, was vorher nicht möglich war, den Grad an Heterozygotie von Individuen und Populationen bestimmen. Sie ermöglicht außerdem den Vergleich verschiedener geographischer Populationen einer Art, sowie verwandter Arten, um zu bestimmen, welche Allele gleich oder anders sind. Die größte Schwäche dieser Methode ist, daß sich mit ihr nur die Variation von „Struktur“(Enzym)genen feststellen läßt. Eine zweite Schwäche besteht darin, daß sich mit dieser Methode keine Allele trennen lassen, deren elektrische Ladung gleich ist, sodaß man eine zu niedrige Zahl von Allelen erhält. Mit Hilfe zusätzlicher Methoden (Denaturierung unter Wärmeeinwirkung, Veränderung im pH-Wert) werden häufig weitere Allele entdeckt. Da bisher lediglich ein paar Enzyme gründlich analysiert worden sind, ist noch umstritten, ein wie großer Teil der genetischen Variabilität mit konventionellen elektrophoretischen Methoden übersehen wird.

Die Eleganz der Methode und die Leichtigkeit, mit der sogar ein Nicht-Biochemiker sie anwenden kann, haben seit 1966 zu einer wahren Explosion von Studien über Enzymvariation geführt. In jenem Jahr wandten Hubby und Lewontin (an *Drosophila* und Harris (am Menschen) zum ersten Male diese Technik zur Berechnung der Heterozygotie bei Individuen und Populationen an. Eine große Zahl von Entdeckungen ist dieser Technik zu verdanken: neue Zwillingsarten, eine Quantifizierung der Unterschiedsgrade zwischen eng verwandten und entfernteren Arten, die Korrelation (oder nicht) von Enzymveränderung und Artbildung, die Korrelation (oder nicht) von geographischer Variation von Enzymen und klimatischen und anderen Umweltfaktoren, und vieles andere.

Eine der Folgerungen, die man aus diesen Studien gezogen hat und die durch das Verhalten anderer Makromoleküle mehr oder weniger bestätigt worden ist, besagt, daß es Regelmäßigkeiten in der Rate gibt, mit der sich Moleküle im Verlauf der geologischen Zeit verändern, d. h. in der Rate, mit der während der Evolution Aminosäurereste ersetzt werden. Einige Autoren (zuerst Pauling und Zuckerkandl und später insbesondere Sarich und Wilson) haben daher das Postulat aufgestellt, man könne diese Regelmäßigkeiten dazu benutzen, um eine „Molekularuhr“ zu konstruieren und aus dem Grad der Un-

terschiede homologer Moleküle auf den Zeitpunkt der Verzweigung zweier Entwicklungslinien zu schließen (Wilson et al., 1977).

Gegenwärtig herrschen gewisse Diskrepanzen zwischen den Chronologien der anhand der Molekularuhr errechneten Abzweigepunkte und denen, die die Paläontologen auf der Grundlage der (zugegebenermaßen spärlichen) Fossilienurkunden berechnet haben. Und noch etwas anderes weist darauf hin, daß der Begriff der Molekularuhr mit Vorsicht anzuwenden ist. Zum Beispiel kann sich dasselbe Molekül während derselben geologischen Zeitspanne in einigen phyletischen Linien rascher verändern als in anderen. Auch scheint es, daß die Veränderungsrate in bestimmten phyletischen Linien gelegentlich drastisch verlangsamt werden kann. Der molekulare Abstand zwischen Mensch und Schimpanse ist zum Beispiel kleiner als der zwischen bestimmten *Drosophila*-Arten.

Eine zweite Schwierigkeit besteht darin, daß der Begriff der Molekularuhr eine eingebaute Regelmäßigkeit, man könnte fast sagen, eine Autonomie der Veränderungen impliziert. Die Uhr ist gelegentlich mit Ausdrücken wie „das Auftreten einer Mutation alle zwei Millionen Jahre“ beschrieben worden. Eine solche Formulierung ist natürlich irreführend; Mutationen an denselben Genloci finden recht häufig statt, werden aber stets durch Zufallsschwankungen oder natürliche Auslese solange ausgeмерzt, bis sich die molekulare Umwelt so weit geändert hat, daß sie eine Veränderung in der dreidimensionalen Struktur des Moleküls begünstigt. Mit anderen Worten, Molekularuhren werden von der natürlichen Auslese reguliert, nicht von Mutationsraten. Dies ist für viele Makromoleküle nachgewiesen worden, am überzeugendsten für das Hämoglobin. Hier kann die Substituierung sogar nur einer einzigen von mehr als 300 Aminosäuren höchst schädlich sein. Zum Beispiel wird die Sichelzellenanämie durch den Austausch eines einzigen Glutaminsäurerests durch Valin in der Betakette des Hämoglobins verursacht. Beim Menschen sind heute mehr als 200 verschiedene Hämoglobinmutationen bekannt und obgleich sie in vielen Fällen keine ausgeprägte Blutkrankheit hervorrufen, ist es keiner einzigen von ihnen gelungen, sich in der hominiden Ahnenreihe entweder zu fixieren oder polymorph zu werden. Daß diese Mutationen von der natürlichen Auslese benachteiligt werden, läßt sich auch daran erkennen, daß unser entfernter Verwandter, der Schimpanse, trotz der nachgewiesenen hohen Mutationsrate des Hämoglobins ein mit dem unsrigen fast identisches Hämoglobin besitzt.

Die Erklärung des Phänomens der Molekularuhr ist vermutlich, daß jedes Makromolekül in der Zelle regelmäßig mit etwa 10 bis 25 anderen Makromolekülen in Wechselwirkung steht. Wenn jedoch einige dieser anderen Makromoleküle auf spezifische Selektionskräfte reagieren und evolvieren, so verursachen diese Veränderungen früher oder später einen Selektionsdruck auf das ursprüngliche Molekül, einen Aminosäurerest auszutauschen, um die bestmögliche Übereinstimmung mit seiner genetischen Umwelt zu erreichen und wieder einen stabilen Zustand herzustellen.

DNA-Sorten

Da alle Gene aus DNA bestehen, nahm man nach 1953 an, alle Gene seien in ihrer Funktion und in ihren evolutionären Merkmalen im wesentlichen identisch. Die Forschungen der letzten zwei Jahrzehnte haben gezeigt, daß dies nicht der Fall ist. Es gibt eine Reihe von Genkategorien, etwa Enzymgene, Gene, die (unlösliche) Strukturprotei-

ne bereitstellen, Regulatorgene und vielleicht viele andere Arten, von denen wir bisher nicht einmal die leiseste Ahnung haben. Ein höherer Organismus hat in seinem Zellkern vermutlich genug DNA für 5 Millionen Gene, und doch kann die genetische Forschung nur etwa 10000 oder, wenn es hochkommt, 50000 traditionelle (Enzym)gene nachweisen. Sie gehören (zusammen mit anderen Arten?) zu den sogenannten einzigartigen Sequenzen, es gibt aber auch mehrere Klassen „repetitiver DNA“ und eine Menge scheinbar „stummer“ (nicht exprimierter) DNA, deren Funktion unbekannt ist. Ein großer Teil der DNA, die keine Enzym-DNA ist, hat vermutlich regulierende Funktionen. Das Studium der Unterschiede im evolutionären Verhalten der verschiedenen Genarten befindet sich erst in den allerersten Anfängen (Davidson und Britten, 1973; 1979).

Seit Ende der sechziger Jahre, und insbesondere seit 1976, folgt in der Molekularbiologie eine neue Entdeckung auf die andere, und zwar mit einer solch halbschmerzhaften Geschwindigkeit, daß es für einen Nichtfachmann unmöglich ist, mit ihnen Schritt zu halten. Darüber hinaus waren einige dieser Entdeckungen derart unerwartet, daß ihre Auslegung immer noch umstritten ist. Diese Entdeckungen haben mit der Struktur des Eukaryonten-Genoms zu tun. Zum Beispiel hat man festgestellt, daß einige Gene, transponierbare Gene, ihre Lage auf dem Chromosom ändern können. Sogar noch erstaunlicher war die Entdeckung, daß viele Gene Sequenzen enthalten („introns“), die nicht in die messenger-RNA (m-RNA) übertragen, sondern während des Transkriptionsvorganges herausgeschnitten werden; die verbleibenden Teile des Gens („exons“) werden anschließend zu der funktionalen m-RNA zusammen„gespleißt“. Dabei drängen sich einem zwei Fragen auf: Wie konnte die Evolution jemals solch ein sonderbares System hervorgebracht haben? Und: Sind die Introns lediglich toter Ballast oder haben sie eine noch unbekannte Funktion? Die teleologische Antwort, daß die scheinbar funktionslose DNA aufgespeichert wird, „um in späteren Zeiten, in denen sie gebraucht wird, verfügbar zu sein“, ist unbefriedigend. Recht beliebt ist gegenwärtig die Interpretation (Orgel und Crick, 1980), diese überschüssige DNA sei sozusagen parasitär, d.h. der Organismus hat keine Möglichkeit, ihre Replikation und Ansammlung zu verhindern. Obgleich es gültige Argumente zugunsten dieser Hypothese gibt, widerstrebt sie einem Darwinisten intuitiv; denn er würde meinen, daß die Selektion mit Sicherheit in der Lage sein sollte, einen Verteidigungsmechanismus gegen einen solch kostspieligen Typ von Parasitismus hervorzubringen. Wenn man bedenkt, wie wenig über das Funktionieren der Genregulation bekannt ist, ist es voreilig, die Introns als genetisch wirkungslos abzuschreiben. Nach allem, was wir wissen, könnte es wichtig sein, daß bestimmte Segmente (Exons) der Gene vor der Translation voneinander getrennt bleiben. Tatsächlich liegen jetzt Beweise dafür vor, daß die Introns bei der Regulierung des Zusammenspiels von Genen mithelfen.

Ebenso rätselhaft ist die Tatsache, daß nahe verwandte Arten oder Gattungen sich in ihrer repetitiven DNA und in anderen Komponenten des Genoms drastisch unterscheiden können, ohne daß eine große sichtbare morphologische Veränderung eintritt und manchmal sogar ohne den Verlust der Bastardierungsfähigkeit. Auf welche Weise sich dies auf das Evolutionspotential auswirken kann, ist immer noch unbekannt. Seit der bahnbrechenden Arbeit von Mirsky und Ris (1951) weiß man, daß verschiedene Organismengruppen unterschiedliche Mengen von DNA in ihren Zellen (Zellkernen) haben. Die kleinsten Mengen findet man in Prokaryonta und Fungi, die größten in Urodelen, Lungenfischen und einigen Pflanzengruppen. Einige Regelmäßigkeiten sind bekannt (fast alle von ihnen mit Ausnahmen), etwa, daß einjährige Pflanzen gewöhnlich weniger

DNA haben als verwandte perennierende Pflanzen oder Bäume. Arten mit niedrigeren Wachstumsraten (längeren Entwicklungszeiten) besitzen gewöhnlich mehr DNA als ihre Verwandten. Die enormen Unterschiede der DNA-Mengen in verschiedenen Taxa scheinen den Gedanken zu bestätigen, daß ein großer Teil der überschüssigen DNA nicht von sehr großer selektiver Bedeutung sein kann. Weitere evolutionäre Spekulationen sind jedoch verfrüht, solange unser Wissen über Genregulation bei Eukaryonten noch so rudimentär ist wie heute.

Seit Lamarck sind die Evolutionisten mit dem Prinzip der „Mosaikrevolution“ vertraut, das besagt, daß verschiedene Komponenten des Phänotyps mit höchst ungleichen Raten evolvieren können. Man entdeckt gerade jetzt, daß solche ungleichen Evolutionsraten auch für die Molekularevolution zutreffen. Wilson und Mitarbeiter (1974) zum Beispiel glauben, daß sich Enzymgene bei Säugetieren und Anuren (z. B. Fröschen) mit ungefähr der gleichen Rate entwickeln, während die Regulatorgene, die die morphologische Evolution kontrollieren, sich bei Säugetieren viel schneller verändern als bei Fröschen. Bei südamerikanischen mimetischen Schmetterlingen weisen die Gene für die Farbmuster sehr starke geographische und praktisch keine individuelle Variation auf, wohingegen die Enzymgene dieser Arten eine sehr große individuelle und praktisch keine geographische Variation zeigen (Turner, Johnson und Eames, 1979). Neuere Forschungen ergaben ebenfalls einen starken Unterschied in der Variabilität zwischen Enzymgenen und anderen Proteingenen. Schließlich scheinen die die Artbildung steuernden Gene völlig unabhängig von den Enzymgenen zu variieren. Wir haben es hier mit einem neuen Grenzgebiet der evolutionären Biochemie zu tun, von dem ich vermute, daß es in naher Zukunft mit wichtigen Überraschungen aufwarten wird. So viel ist bereits jetzt eindeutig: Die verschiedenen Gengruppen scheinen auf verschiedene Selektionsdrucke zu reagieren und ihren eigenen Weg in der Evolution zu gehen. Die aus dem Studium einer Gengruppe, etwa der Enzymgene, gewonnenen Ergebnisse dürfen nicht auf alle Genkategorien verallgemeinert werden. Dies scheint in gleicher Weise für Reaktionen auf Selektionsdruck, Variabilität (Heterozygotieebene) und Molekularuhren zuzutreffen. Auch Chromosomenveränderungen haben bei verschiedenen Organismen sehr verschiedene Evolutionsraten. Bei einigen Gruppen scheint der Karyotyp ungewöhnlich stabil zu sein, bei anderen wieder scheint er sich sehr rasch zu verändern, zum Beispiel bei bestimmten Säugetiergruppen.

Möglicherweise spielt jeder Satz von Genen in der Evolution eine andere Rolle. Unterschiede in den Enzymgenen häufen sich anscheinend mit relativ regelmäßiger Geschwindigkeit an und sind somit ein idealer Vergleichsmaßstab für Molekularuhren. Die Artbildung scheint von Enzymgenen weitgehend unabhängig zu sein. Der Grund für die Existenz verschiedener Arten von Genen liegt darin, daß sie verschiedene Funktionen haben; doch unser Verständnis dieser Funktionen ist bisher sehr elementar.

Chetverikovs Konzept der genetischen Umwelt beginnt eine neue Bedeutung zu gewinnen. Das Studium der Genaktivität, so erkennt man heute, muß durch das Studium der Genwechselwirkungen ergänzt werden. Eine bahnbrechende Abhandlung über die Wirkungsweise von Genotypen war Lernalers *Genetic Homeostasis* (1954), in der massives Beweismaterial für die Bedeutung der Genwechselwirkung vorgelegt wird. Dobzhansky's Forschungen über „synthetische Letale“ unterstützten diese Theorie. Dobzhansky wies nach, daß bestimmte Gene oder Chromosomen in einigen Kombinationen eine überlegene Fitneß verleihen, in einer Kombination mit anderen Chromosomen aber letal sein konnten. Dies bedeutete das Ende des Glaubens an konstante Genfitneßwerte,

obgleich diese Befunde, in Ermangelung einer Analyse der Gründe für solche Relativität, lediglich das Tor zu einem neuen Forschungsfeld aufstießen (siehe Mayr, 1963, Kap. 10; siehe auch Mayr, 1974; Carson, 1977).

Das Studium der Molekularevolution ergab die überraschende Tatsache, daß sich die meisten Makromoleküle höherer Organismen geradewegs bis zu den Prokaryonta zurückverfolgen lassen. Und doch können Prokaryonta lediglich einen Bruchteil ($1/10\,000$) der Nukleinsäuremenge eines höheren Organismus enthalten. Wo kommen all die anderen Gene her?

Die ersten Genetiker, die über diese Frage nachgrübelten, waren anscheinend Wissenschaftler aus Morgans Gruppe (Metz, 1916; Bridges, 1918). Die hochkomplizierten Untersuchungen von Sturtevant, Bridges und Muller zeigten, daß neue Gene entstehen, wenn in ein bestehendes Chromosom neue Chromosomenstücke eingefügt werden. Dies wird entweder durch ungleiches Crossing-over oder durch eine größere Chromosomenmutation, besonders eine Translokation, bewerkstelligt. Die Analyse von Speicheldrüsenchromosomen bei *Drosophila* bestätigte das Auftreten von Duplikationen, deren Existenz man aufgrund rein genetischer Beweise vermutet hatte. In anderen Fällen können dem Genom ganze Chromosomen hinzugefügt werden (aufgrund von „non-disjunctions“) oder aber der Chromosomensatz als Ganzes kann verdoppelt werden (durch Polyploidie). Die Arbeit der frühen Pioniere über Genduplikation ist in den letzten Jahren mächtig ausgeweitet worden (z. B. Ohno, 1970). Der Evolutionsvorteil von Duplikationen kleinen Maßstabs liegt darin, daß sie das normale Funktionieren der Genome weit weniger stören als größere Translokationen oder die Hinzufügung ganzer Chromosomen oder Chromosomensätze dies gelegentlich tun (wie im Down-Syndrom). Kleine Duplikationen werden daher leichter in den Genpool aufgenommen. Die verdoppelten Gene können neue Funktionen übernehmen und sich durch divergierende Mutation zunehmend von ihrem Schwestergen wegentwickeln. In diesem Zusammenhang ist die Frage gestellt worden, ob eine derartige Duplikation zur Entstehung gänzlich neuer Proteine führen kann, bisher jedoch ist die evolutionäre Geschichte zu weniger Makromoleküle bekannt, als daß man solche allgemeinen Folgerungen ziehen kann. Doch ist es sehr gut möglich, wenn nicht sogar wahrscheinlich, daß die wichtigsten Klassen von Makromolekülen sehr früh in der Geschichte des Lebens erfunden worden sind.

Die Entstehung des Lebens

Als Darwin im Jahre 1859 die Theorie der gemeinsamen Abstammung vorschlug, war er sich natürlich darüber klar, daß zu Beginn ein „erstes Leben“ dagewesen sein mußte, und er drückte dies in dem etwas bibelhaften Satz aus, das Leben sei „nur wenigen oder gar nur einer einzigen Form eingehaucht“ worden (*Origin*, S. 490). Dies war eine außerordentlich kühne Formulierung, da zu jener Zeit die Unterschiede zwischen den zahlreichen Formen von Lebewesen für einen einzigen Ursprung bei weitem zu groß zu sein schienen. Selbst als die Erforscher der Phylognese Tiere und Pflanzen erfolgreich bis zu einfachen Algen- und Flagellatenvorfahren zurückverfolgt hatten, schien ein gemeinsamer Ursprung der Prokaryonten (Bakterien und Verwandten) und der Eukaryonten (höhere Organismen) immer noch ganz und gar unwahrscheinlich. Und doch ist dies heutzutage durch die Arbeit der Molekularbiologie völlig gesichert. Nicht nur die allgemeine chemische Ähnlichkeit aller Lebensformen, sondern ganz spezifisch die Tatsache, daß

der genetische Code überall (auch bei den Prokaryonten) identisch ist, läßt keinen Zweifel mehr daran, daß das Leben, wie wir es jetzt auf der Erde vorfinden, nur ein einziges Mal entstanden ist. Auch gibt es heute gut fundierte Theorien hinsichtlich der Entstehung der Eukaryonten (Margolis, 1970). Alle heute auf der Erde lebenden Organismen stammen ohne jeden Zweifel von einer einzigen Ahnenform ab. Wenn es mehrere unabhängige Ursprünge von Leben gegeben haben sollte, so unterlagen alle anderen der Konkurrenz des Stammes, der heute die Welt regiert.

Eine Entstehung von Leben aus unbelebter Materie wäre Urzeugung. Nun war aber das Konzept der Urzeugung gerade zu derselben Zeit, als Darwin die Theorie der gemeinsamen Abstammung vorschlug, besonders heftigen Angriffen ausgesetzt, da Pasteur und andere die Möglichkeit der Urzeugung experimentell widerlegt hatten (Farley, 1974). Dies stellte die Evolutionisten vor ein wirkliches Dilemma und Darwin bemerkte resigniert (1863). „Es ist einfach Unsinn, gegenwärtig an den Ursprung des Lebens zu denken; man könnte ebenso gut an den Ursprung der Materie denken“ (dt.: *LLD*, III, S. 18). Aber dann, als der unverbesserliche Grübler, der er war, sann er 1871 darüber nach: „Man hat oft gesagt, daß alle Bedingungen für die erste Entstehung eines lebenden Organismus jetzt vorhanden sind, welche nur jemals haben vorhanden sein können. Aber wenn (und o! was für ein großes ‚Wenn‘!) wir in irgend einem kleinen warmen Tümpel, bei Gegenwart aller Arten von Ammoniak, phosphorsauren Salzen, Licht, Wärme, Elektrizität usw., wahrnehmen könnten, daß sich eine Proteinverbindung chemisch bildete, bereit, noch kompliziertere Verwandlungen einzugehen, so würde heutigen Tages eine solche Substanz augenblicklich verschlungen oder absorbiert werden, was vor der Bildung lebender Geschöpfe nicht der Fall gewesen sein würde“ (*LLD*, III, S. 18; dt. S. 17).

Die Frage nach der Entstehung des Lebens war nach 1859 mehrere Generationen lang schwer in den Griff zu bekommen, weil die Fragestellung neu formuliert werden mußte. Man stellte sich, dem typologischen Denken entsprechend vor, daß aus unbelebter Materie plötzlich eine lebende Art entstehen würde, und nahm zudem an, daß der atmosphärische Zustand der Erde und alle anderen Umweltbedingungen in allen geologischen Zeitaltern konstant geblieben seien. Diese Annahmen mußten gründlich revidiert werden. Der Botaniker Schleiden (1863) kam anscheinend als erster auf den Gedanken, ein Ursprung des Lebens, „eine erste Zelle“, sei unter gänzlich anderen atmosphärischen Bedingungen der jungen Erde vielleicht möglich gewesen. Dies ist inzwischen zweifelsfrei bestätigt worden. Man glaubt heute, daß die Erde, als sie jung war, eine reduzierende Atmosphäre besaß, die zum größten Teil aus Wasserstoff, Methan und Ammoniak bestand. Freier Sauerstoff, der alle möglichen Vorläufer des Lebens oxydieren und zerstören würde, war zu der Zeit, als das Leben auf der Erde entstand (vor etwa 3,5 bis 3,8 Mrd. Jahren) nicht vorhanden. Der Sauerstoff, der sich vor etwa 1,9 Mrd. Jahren auf der Erde anzusammeln begann, wurde durch Photosynthese von Organismen erzeugt, die sich inzwischen entwickelt hatten [4].

Die zweite Revision bezieht sich auf das Leben selbst. Hier mußte die essentialistische Vorstellung eines spontanen Entstehens des Lebens durch das evolutionäre Konzept des Gradualismus ersetzt werden. Wir sind uns heute darüber klar, daß der Ursprung des Lebens ebenso allmählich vor sich ging wie der Ursprung des Menschen. Geradeso wie *Homo sapiens* mit den niederen Primaten durch eine Reihe dazwischenliegender Hominiden verbunden ist, genauso hatte das Leben eine Reihe von Vorläufern. Solche intermediären molekularen Stadien zwischen unbelebter Materie und gut organi-

sierten Lebewesen sind in der Natur heute nicht mehr vorzufinden. Sie könnten in unserer oxydierenden Atmosphäre und unter dem Ansturm der enormen Vielfalt von Mikroorganismen, die sich von organischen Molekülen ernähren, nicht überleben. In einer reduzierenden Atmosphäre aber können ultraviolette Strahlungen und Blitze tatsächlich organische Verbindungen wie Purine, Pyrimidine und Aminosäuren erzeugen, die als Bausteine des Lebens dienen. Dies ist von Miller (1953) auf Anregung Ureys experimentell nachgewiesen worden. Haldane (1929) und Oparin (1924) hatten bereits zuvor verschiedene Szenarios vorgeschlagen, um zu erklären, wie die Lücke zwischen unbelebter Materie und Leben überbrückt werden konnte. Fox (1977) legte ideenreiche Beiträge zur Lösung dieses Problems vor.

Seltsamerweise haben die Befunde der Molekularbiologie die Erklärung eher erschwert als erleichtert. Polypeptidketten (Proteine) werden, selbst in den einfachsten Organismen, unter der Anleitung eines aus Nukleinsäure bestehenden genetischen Programms aus Aminosäuren zusammengesetzt. In der Tat ist die „Symbiose“ zwischen Nukleinsäuren und Proteinen heute derart vollkommen, daß es schwierig ist, sich vorzustellen, wie ein Partner ohne den anderen funktionieren kann. Wie konnten denn damals die ersten Proteine ohne Nukleinsäuren zusammengefügt und kopiert worden sein, und wie konnten Nukleinsäuren in der urzeitlichen „organischen Suppe“ entstanden und erhalten geblieben sein, wenn sie keinen anderen Sinn haben als den, die Zusammensetzung von Proteinen zu steuern? (Zur weiteren Erörterung dieser Frage, siehe Kapitel 19).

Das Problem des Ursprungs des Lebens, d. h. die Rekonstruktion der Schritte von einfachen Molekülen zum ersten funktionierenden Organismus, ist für die Erforscher der Molekularevolution eine gewaltige Herausforderung [5]. Die klare Erkenntnis, daß die Entstehung des Lebens fast eine Unmöglichkeit war, führt uns vor Augen, wie unwahrscheinlich dieses Ereignis war. Aus diesem Grund sind viele Biologen davon überzeugt, daß die Entstehung des Lebens ein absolut einmaliges Ereignis war. Die Chancen, daß dieses unwahrscheinliche Phänomen mehrere Male eingetreten sein könnte, sind außerordentlich klein – ganz gleich, wie viele Millionen von Planeten es im Universum gibt.

Die obige kurze Übersicht über die jüngeren Fortschritte in der Molekularbiologie zeigen den engen Zusammenhang zwischen der Forschung in der Molekularbiologie und in der Evolutionsbiologie. Das große Interesse des Molekularbiologen an der Evolution wird durch die Gründung einer Zeitschrift für molekulare Evolution und durch eine Reihe kürzlich erschienener Symposiums- und Übersichtsbände (beispielsweise Ayala, 1976) dokumentiert. Wie der Evolutionist sagen würde, ist das Studium der Evolution von Molekülen zu einem wichtigen Zweig der Evolutionsbiologie geworden.

Manchmal wird behauptet, daß es zusätzlich zur Darwinschen Theorie der Evolution heute eine „Molekulartheorie“ der Evolution gäbe. Die Gültigkeit dieses Anspruchs ist recht zweifelhaft. Zwei der wichtigeren Evolutionserscheinungen, die auf molekularer Ebene stattfinden – die direkte Vererbung (wie sie von Weismann, 1883, bis hin zur Morgan-Schule vertreten wurde) und die Mutation (de Vries, 1901; Morgan, 1910a) – waren, zumindest im Prinzip, schon Jahrzehnte vor der Begründung der Molekulargenetik akzeptiert. Zum gegenwärtigen Zeitpunkt ist es immer noch ungewiß, ob einige der jüngeren Entdeckungen der Molekulargenetik (repetitive DNA, Genspleißen, bewegliche (transponierbare genetische Elemente) (bei Mikroben: Transposons) Gene) irgendeine Revision der synthetischen Evolutionstheorie erfordern oder nicht. Vermutlich erweitern die neuen Entdeckungen lediglich den Spielraum der genetischen Variation, die dem Wirken der natürlichen Auslese zur Verfügung steht.

Ich habe hier das Beispiel der Molekularbiologie dazu benutzt, um die zunehmend engere Beziehung zwischen Evolutionsbiologie und anderen Fachrichtungen der Biologie zu illustrieren. Eine ebenso aktive gegenseitige Beeinflussung hat sich zwischen der Evolutionsbiologie und vielen anderen biologischen Fachgebieten entwickelt. Gegenwärtig scheinen evolutionäre Fragen das Feld der Ökologie zu beherrschen. Auch in der Verhaltensbiologie sind sie von großer Bedeutung. Dies geht aus neueren Lehrbüchern der Ökologie und des tierischen Verhaltens sehr deutlich hervor.

Zwar hat die synthetische Theorie der Evolution nicht alle Probleme der Evolutionsbiologie gelöst, doch hat sie wenigstens eine einheitliche Front geschaffen. Ein kurzer Blick auf die gegenwärtige Evolutionsliteratur zeigt, wie viele Uneinigkeit noch bei der Interpretation einiger spezifischer Evolutionsfragen besteht. Aber die gegnerischen Ansichten stellen die Grundthesen der synthetischen Theorie nicht mehr in Frage; sie haben lediglich für einige Evolutionsbahnen andere Antworten bereit. Ich will zu zeigen versuchen, welcher Natur diese Divergenzen sind, indem ich einige der offenen Fragen in drei wichtigen Bereichen der Evolutionsbiologie erörtere: Theorie der natürlichen Auslese, Artbildung und Evolutionsprozesse oberhalb der Artebene (Makroevolution).

Natürliche Auslese

Der starke Widerstand gegen die natürliche Auslese, der für die post-darwinsche Periode und den Mendelismus bezeichnend gewesen war, wurde von der synthetischen Theorie der Evolution weitgehend gebrochen. Der Widerstand war so machtvoll gewesen, weil er das einzige war, das allen Anti-Darwinisten gemeinsam war, denn die Neo-Lamarckisten waren ebenso kompromißlos gegen die Selektionstheorie wie die Mutationisten. Die am weitesten bekannten Selektionsversuche im ersten Drittel des Jahrhunderts waren die von Johannsen. Johannsen hatte einen Großteil seiner Ausbildung in chemischen Laboratorien erhalten und ging daher in höchst unbiologischer Weise an seine Aufgabe heran. Um geeignetes Material für seine Experimente zu bekommen, versuchte er zuerst homogene Klassen aufzustellen, „reine Linien“. Es ist nicht verwunderlich, daß solche Populationen genetisch identischer Individuen, das Resultat vieler Generationen von Inzucht, nicht auf Auslese reagierten. Daraus zog Johannsen (1915, S. 609, 613) den Schluß, daß die Selektion in selbstbefruchtenden Arten keine Abweichung vom Durchschnitt erzeugen könne, „und sogar die am genauesten durchgeführten Selektionsversuche mit fremdbefruchtenden Pflanzen und Tieren bestätigen in schöner Weise unsere Auffassungen über die Unfähigkeit der Selektion, mehr zu leisten als eine Isolierung bzw. Trennung schon gegebener konstitutionell verschiedener Organismen: Selektion persönlich abweichender Individuen schafft somit nichts Neues; eine Verschiebung des ‚biologischen Typus‘ in der Selektionsrichtung ist niemals erwiesen“. Schließlich kommt er zu dem Ergebnis, es sei „völlig evident, daß die Genetik die Grundlage der Darwinschen Selektionslehre ganz beseitigt hat . . . In Wirklichkeit ist das Evolutionsproblem eigentlich eine ganz offene Frage“ (S. 659). Dieser Schluß wurde von vielen experimentell arbeitenden Biologen akzeptiert, und selbst T.H. Morgan (1932) stellte fest: „Die in der Theorie der natürlichen Auslese enthaltene Konsequenz, daß durch Auslese der extremeren Individuen einer Population die nächste Generation weiter in dieselbe Richtung verschoben werden wird, ist jetzt als falsch bekannt“. Noch im Jahre 1936 kamen zwei bekannte britische Zoologen, G.C. Robson und O.W. Ri-

chards, zu dem Ergebnis: „Wir glauben nicht, daß die natürliche Auslese als möglicher Faktor in der Evolution außer acht gelassen werden darf . . . Nichtsdestoweniger gibt es so wenig mögliches Beweismaterial zu ihren Gunsten . . ., daß wir kein Recht haben, ihr die wichtigste positive Rolle in der Evolution zuzuteilen“. Wen wundert es da, daß die Darwinisten in diesem geistigen Klima der dreißiger und vierziger Jahre so viel Mühe auf die Widerlegung der anti-selektionistischen Argumente verwenden mußten.

Der Skeptizismus der Anti-Darwinisten war nicht völlig ungerechtfertigt. Direkte Beweise für das Wirken natürlicher Selektion in der Natur und sogar im Laboratorium waren bis fast zur Mitte des 20. Jahrhunderts sehr spärlich. Bumpus' (1899) Demonstration der unterschiedlichen Sterblichkeit von Spatzen bei einem Schneesturm war während mehrerer Jahrzehnte der einzige Beweis und wurde daher von den Anhängern der Selektionstheorie fortwährend zitiert. Die Dinge wurden noch dadurch erschwert, daß die Darwinisten selbst in der Zeit vor der Synthese der Evolution recht unterschiedlicher Ansicht hinsichtlich der Auslese waren. Wie wir gesehen haben, folgten die meisten von ihnen Darwins Vorbild und akzeptierten die indirekte Vererbung (wie Gebrauch und Nichtgebrauch). Wallace war eindeutig der folgerichtigste unter den frühen Anhängern der Selektionstheorie und der Erste, der sich Weismanns These anschloß, es gäbe keine indirekte Vererbung, und somit die These von der „Allmacht der Naturzüchtung“ vertrat. Tatsächlich schrieb Wallace sogar das Entstehen von Isolationsmechanismen einzig und allein der Auslese zu; er befand sich damit im Gegensatz zu Darwin, der sich einen solchen sympatrischen Vorgang nicht vorstellen konnte. Moderne Speziationsforscher neigen dazu, sich Darwins Ansicht anzuschließen. Allerdings befanden sich Weismann und Wallace mit ihrer bedingungslosen Unterstützung der natürlichen Auslese stark in der Minderheit. Die Mehrheit der anderen Evolutionisten machte verschiedene Vorbehalte geltend. (Zu den Einwänden, die hinsichtlich der Wirksamkeit der natürlichen Auslese erhoben wurden, siehe Kapitel 11; ausführlichere Darstellungen finden sich in Kellogg, 1907; Mayr und Provine, 1980, sowie in zahlreichen Bänden der antidarwinistischen Literatur.)

Viele Faktoren trugen zu einem Wandel im Meinungsklima über die natürliche Auslese bei. Zu den wichtigsten gehörten vermutlich folgende:

1. Die tatsächliche Demonstration der Wirksamkeit der Selektion in Selektionsversuchen im Laboratorium sowie auch durch die Arbeit zahlreicher Tier- und Pflanzenzüchter. Besonders überzeugend waren Freilandexperimente, etwa die von Kettlewell über Industriemelanismus (Ford, 1964). Die Einführung der Methode der Populationskäfige durch Teissier und l'Héritier in den dreißiger Jahren des 20. Jahrhunderts (siehe oben), einer Technik, die bald von Dobzhansky und anderen *Drosophila*-forschern übernommen wurde, setzte ein aktives Versuchsprogramm über natürliche Auslese in Gang; dabei wurden verschiedene genetische Stämme unter verschiedenen Bedingungen von Temperatur, Feuchtigkeit, Nahrungsvorrat, Überfüllung und Konkurrenz untersucht.
2. Die Widerlegung der Existenz indirekter Vererbung durch die Genetiker, die praktisch keine Alternative zur Erklärung der allmählichen Evolution ließ als die natürliche Auslese.
3. Die Widerlegung der Behauptung, die meisten Attribute der Organismen besäßen keinen Selektionswert. Sogar Haldane (1932, S. 113) hatte zugegeben: „Es besteht kein Zweifel daran, daß unzählige Merkmale [von Tier- und Pflanzenarten] nicht den An-

schein haben, als besäßen sie Auslesewert, und darüber hinaus sind gerade dies die Merkmale, die einen Taxonomen in die Lage setzen, eine Art von einer anderen zu unterscheiden“. Schließlich wiesen mehrere Forscher, zum Beispiel Rensch und insbesondere E. B. Fords Oxforder Gruppe nach, daß es sich bei sorgfältiger Analyse vieler, zuvor als „neutral“ bezeichneter Merkmale herausstellt, daß sie sehr wohl einen Selektionswert besitzen.

4. Die Berechnungen von Norton, Haldane, Fisher und anderen, die zeigten, daß sogar sehr geringfügige Selektionsvorteile wichtig sind, wenn sie über viele Generationen anhalten.
5. Das Ausbreiten des Populationsdenkens, insbesondere die Demonstration seitens der neuen Systematik, daß Diskontinuitäten unter Arten und höheren Taxa als allmählich durch geographische Speziation und Ausmerzung entstanden erklärt werden konnten, daß also keine Saltationen notwendig waren.

In seinem Buch *Genetics and the Origin of Species* (1937) widmete Dobzhansky ein ganzes Kapitel von 43 Seiten dem Gegenstand der natürlichen Auslese. Was seine Darstellung besonders wirksam machte, war die Tatsache, daß er die Auslese nicht nur als eine Theorie behandelte, sondern als einen Prozeß, der experimentell bewiesen werden konnte. Darüber hinaus zeigte er, daß zwischen der allmählichen adaptiven geographischen Variation (wie sie sich zum Beispiel in Renschs Klimaregeln widerspiegelte) und der Auslese kein Widerspruch besteht. Dies entthob die Naturbeobachter jeglicher Notwendigkeit, sich auf Lamarcksche Erklärungen zu berufen, wie sie dies zuvor wegen der Argumente der Mutationisten hatten tun müssen. Mayr (1963, S. 182–203) legte eine ausführliche Analyse der Probleme vor, die die Selektionstheorie in vorangehenden Jahrzehnten aufgeworfen hatte. Fünf dieser Probleme möchte ich hier für eine weitere Erörterung herausgreifen.

Arten der Auslese

Es gibt verschiedene Möglichkeiten, die natürliche Auslese nach Arten einzuteilen. Eine dieser Einteilungen beruht darauf, auf welchem Abschnitt der Variationskurve der Selektionsdruck ausgeübt wird. *Stabilisierende Selektion* bezieht sich auf Auslese, die gegen beide Enden der Variationskurve gerichtet ist; sie entspricht der „Ausmerzung“ der Essentialisten, d. h. es werden alle Abweichungen vom „Normalen“ ausgeschaltet. Von *gerichteter Selektion* spricht man, wenn die Auslese ein Ende der Kurve begünstigt und das andere benachteiligt, was ein stetes Verschieben des Mittelwertes der Kurve zur Folge hat. *Diversifizierende (disruptive) Selektion* begünstigt beide Enden der Kurve gegenüber dem Mittelwert, hat also eine bimodale Kurve zur Folge, wie man sie in Arten mit mimetischem oder anderem Polymorphismus vorfindet.

Die probabilistische Natur der natürlichen Auslese

Die Essentialisten hatten große Schwierigkeiten, zu verstehen, daß die Selektion eher ein statistisches als ein Alles-oder-Nichts-Phänomen ist. Der Philosoph Charles Sanders Peirce sah dies vielleicht klarer als seine Zeitgenossen und bemerkte, daß die natürliche

Auslese zwar vielleicht in einem einzelnen Fall versagen könne, daß aber „Variation und natürliche Auslese ... langfristig ... die Tiere an ihre Gegebenheit anpassen werden“. Mayr (1963, S. 184) betonte ebenfalls die probabilistische Natur der Auslese. Auch wenn die Philosophen vielleicht immer noch vom „Überleben des Geeignetesten“ sprechen, haben die Biologen aufgehört, sich einer so deterministischen Sprache zu bedienen.

Das Objekt der Auslese

Einige Genetiker trugen mit ihrer Formulierung „Evolution ist durch Mutation und Selektion verursacht“ zu einem weitverbreiteten Mißverständnis bei. Diese Formulierung ist so ausgelegt worden, als bedeute sie, das mutierte Gen sei das tatsächliche Objekt der Auslese. Im Gegensatz dazu haben die Naturforscher seit Darwin und auch die tieferdenkenden Genetiker immer betont, daß nicht die Gene, sondern ganze Organismen, d.h. sich potentiell reproduzierende Individuen, die Einheit der Auslese sind. Dies bedeutet, daß die Wirkungen von Rekombination und Genregulation wie auch die Fähigkeit, Phänotypen zu entwickeln, die der Umwelt entsprechen, für die Auslese ebenso wichtig sind wie die Mutation, ja quantitativ tatsächlich um viele Größenordnungen wichtiger. In diesem Punkt entstand jedoch eine Schwierigkeit, als Fisher (1930) und andere mathematisch arbeitende Genetiker das Gen zur Einheit der Selektion machten und jedem Gen einen bestimmten Fitneßwert zuteilten. Die Fitneß wurde neudefiniert als der Beitrag eines Gens zum Genpool der nächsten Generation (siehe auch Haldane, 1957). Dies wiederum brachte eine sehr fragwürdige Definition der Evolution („Veränderung von Genfrequenzen in Populationen“) mit sich und hatte die berechtigte Kritik zur Folge, Häufigkeitsveränderungen bei einzelnen Genen ließen viele, in der Tat die meisten, Evolutionsphänomene unerklärt. Ein Teil, wenn nicht der größte Teil, der heutigen Kritik an der Selektionstheorie besteht in Angriffen auf die undarwinistische Zugrundelegung der Gene als Selektionseinheiten.

Dies muß betont werden, da es zeigt, wie irreführend und verwirrend der Begriff „innere Auslese“ ist, der von mehreren jüngeren Autoren verfochten worden ist. Es ist ganz und gar unmöglich, die Auslese in zwei Teile aufzuspalten: einen, der durch die äußere Umwelt, und einen zweiten, der durch die inneren Faktoren der Physiologie und Entwicklung verursacht ist. Solch eine Aufteilung ist deswegen unmöglich, weil das Resultat der Auslese durch die Wechselwirkung zwischen der äußeren Umwelt und den physiologischen Vorgängen des Organismus als Gesamtheit bestimmt wird. Es gibt keine innere Auslese. Alle Entwicklungs- und Regulationsvorgänge tragen entweder vorteilhaft oder nachteilig zur Fitneß eines Individuums bei, dies wird aber bewertet, wenn das Individuum der äußeren Umwelt ausgesetzt ist (wozu auch die Konkurrenz seitens Individuen derselben Art oder einer anderen Art gehört). Darwin war sich bereits völlig der Bedeutung dieser inneren Faktoren bewußt, wie zum Beispiel aus seiner Erörterung der Korrelation hervorgeht (*Origin*, S. 143–150). Wenn ein moderner Autor den Darwinisten immer noch die veraltete Formel „Mutation und Auslese“ unterschiebt, so ist es keineswegs überraschend, daß ihm dies zur Erklärung angemessener evolutionärer Reaktionen als unzureichend erscheint. Niemand, der sich immer noch dieser Formulierung bedient, kann überhaupt die tatsächliche Kausalität des evolutiven Wandels verstehen. Seit mehr als vierzig Jahren lehnen führende Evolutionisten die Mutation als Objekt der Evolution ab.

Das Produkt der Selektion: ein Kompromiß

Da der Phänotyp als Gesamtheit der Angriffspunkt der Auslese ist, ist es unmöglich, gleichzeitig alle Komponenten des Phänotyps in gleichem Maße zu verbessern. Die Auslese kann keine Perfektion hervorbringen, da es bei der Konkurrenz um Fortpflanzungserfolg unter den Angehörigen einer Population ausreicht, überlegen zu sein, und Perfektion unnötig ist. Abgesehen davon ist jeder Genotyp ein Kompromiß zwischen mehreren Selektionsdrucken, von denen einige einander widersprechen können, wie zum Beispiel geschlechtliche Auslese und Kryptis oder Schutz vor Räubern (Endler, 1978). Die Kohäsion des Genotyps macht es manchmal unmöglich, eine Komponente des Phänotyps zu verbessern, ohne zugleich einer anderen Komponente zu schaden. Nach jedem Einzug in eine neue adaptive Zone werden gewisse Anpassungen an den früheren Lebensraum zu einer Last. Die an das Leben im Wasser angepaßten Säugetiere mußten alle spezifischen Anpassungen an eine terrestrische Lebensweise so weit wie möglich reduzieren bzw. ablegen. Die zweibeinigen Hominoiden tragen immer noch an der Last ihrer vierbeinigen Vergangenheit.

Was die Evolutionisten schon seit langem als die Kompromisse der Evolution bezeichnet hatten, wird von den modernen Ökologen als Optimierungsprozeß der Evolution bezeichnet. Jeder evolutionäre Fortschritt (etwa schnelleres Laufen, größere Nachkommenschaft, Benutzung einer neuen Nahrungsquelle) hat seinen Preis, und es ist die Auslese, die bestimmt, ob der hinzugekommene Vorteil den Preis wert ist. Infolgedessen ist der Phänotyp oft ein Flickwerk von Zügen, die von der Auslese spezifisch für eine besondere Funktion begünstigt wurden (oder die Antwort auf einen speziellen Selektionsdruck darstellen), und von anderen, die das Nebenprodukt des Phänotyps insgesamt sind und von der Selektion einfach geduldet werden. Seit Darwins Zeiten beschäftigen sich die Naturbeobachter mit der Frage, in welche der zwei Kategorien sie die Unterschiede zwischen den Arten einordnen sollen. Beispielsweise: Ist der Unterschied in der Streifenbildung zwischen dem Burchell- und dem Grevy-Zebra das Resultat unterschiedlicher Selektionsdrücke in den verschiedenen Teilen Afrikas, wo diese Arten entstanden sind, oder, was wahrscheinlicher ist, bestand lediglich ein Selektionsdruck zugunsten Streifenbildung, auf den die Genotypen der beiden Arten auf verschiedene Weise reagiert haben? Solange einige Genetiker an eine unabhängige Fitneß jedes einzelnen Gens glaubten, von denen jedes einen optimalen Fitneßwert besaß, konnte man annehmen, daß jeder Aspekt des Phänotyps die angemessene Antwort auf *ad hoc*-Selektion gewesen sei. Die Tatsache jedoch, daß das Individuum als Ganzes das Objekt der Auslese ist und daß darüber hinaus viele (wenn nicht alle) Gene miteinander in Wechselwirkung stehen, setzt der Reaktion des Phänotyps auf die Selektion strenge Grenzen. Das ist der Grund, warum der Mensch immer noch einen Blinddarm, eine verletzbare Kreuz-Darmbein-Verbindung und kümmerlich konstruierte Gesichtsnebenhöhlen hat. Gregory (1914; 1936) bezeichnete die Gesamtheit von *ad hoc*-Anpassungen als *habitus* und die tolerierten Restbestände der Vergangenheit als *heritage* (Erbgut).

Die These, daß nicht jedes Detail des Phänotyps durch eine *ad hoc*-Auslese gestaltet wird, wird durch eine Erscheinung bestärkt, die Bock (1959) als *multiple Bahnen* bezeichnet hat. Pelagische marine Wirbellose zum Beispiel besitzen eine große Vielfalt von Mechanismen, die es ihnen ermöglichen, im Wasser zu schweben: Gasbläschen, Öltröpfchen oder eine Vergrößerung der Körperoberfläche. In jedem Fall bediente sich die natürliche Auslese, die immer opportunistisch ist, desjenigen Teils der verfügbaren Variation, die die erforderliche Anpassung am leichtesten hervorbrachte.

Die irregeleitete atomistisch-reduktionistische Strategie, die einen Organismus in so viele Teile wie möglich auseinandertrennt und den Selektionswert jedes dieser Teile einzeln demonstriert, hat den Begriff der Anpassung etwas in schlechten Ruf gebracht. Insofern waren einige Einwände gegen die natürliche Auslese, die von Gegnern der Selektionstheorie vorgebracht wurden (zum Beispiel Grassé, 1977 a), vollkommen richtig. Die Auslese ist probabilistisch, Zufallsschwankungen in kleinen Populationen haben unvermeidlich stochastische Wirkungen, und der Zusammenhalt des Organismus insgesamt setzt der Reaktion einzelner Merkmale strenge Grenzen. Gewiß sind die Organismen im ganzen gesehen gut an ihre Umwelt angepaßt, denn diejenigen, die das nicht waren, hatten einen zu geringen Fortpflanzungserfolg, um zu überleben. Doch bedeutet dies nicht, daß jeder Aspekt des Phänotyps eines Organismus in seiner Konstruktion und funktionalen Leistungsfähigkeit optimal ist.

Auslese als schöpferische Kraft

Für einen Essentialisten ist die Auslese ein rein negativer Faktor, eine Kraft, die schädliche Abweichungen von der Norm ausräumt. Im Geiste des Essentialismus bestanden daher Darwins Gegner darauf, die Auslese könne nichts Neues schaffen. Damit bewiesen sie, daß sie weder den Zwei-Schritte-Prozeß der Auslese, noch ihre spezifische Natur eines in Populationen stattfindenden Phänomens verstanden hatten. Der erste Schritt ist die Erzeugung einer unbegrenzten Menge neuer Variation, d.h. neuer Genotypen und Phänotypen, insbesondere durch genetische Rekombination und nicht so sehr durch Mutation. Der zweite Schritt ist die Prüfung, der die Erzeugnisse des ersten Schrittes durch die natürliche Auslese unterzogen werden. Nur solche Individuen, die diese Probe bestehen, tragen zum Genpool der nächsten Generation bei. Chetverikov, Dobzhansky und andere haben richtig betont, daß dieses Hin und Her zwischen genetischer Rekombination und der Auslese einer außerordentlich begrenzten Zahl von Erzeugern der nächsten Generation in der Tat ein schöpferischer Vorgang ist. Er sorgt dafür, daß jede Generation von einem neuen Ausgangspunkt ausgeht und eine neue Chance hat, sowohl die neuen umweltmäßigen als auch die neuen genetischen Konstellationen zu ihrem Vorteil auszunutzen.

Ungelöste Fragen der natürlichen Auslese

Die Auslegung der fünf Probleme, die mit der Selektionstheorie zu tun haben und hier erörtert worden sind, ist relativ wenig umstritten. Einige andere Fragen dagegen sind immer noch Anlaß zu ungelösten Meinungsdivergenzen unter den Evolutionisten. Einige dieser Fragen werden im folgenden besprochen.

Variabilität und natürliche Auslese

Seit fünfzig Jahren vertreten zwei Schulen unterschiedliche Ansichten über das Ausmaß an genetischer Variabilität in natürlichen Populationen. Für H.J. Muller und die meisten klassischen Genetiker besaß jedes Allel einen unterschiedlichen Selektionswert, von de-

nen eins normalerweise der „Wildtyp“, das „beste“, und somit das Gen war, das in der Population vorherrscht. Er sah es als die Aufgabe der natürlichen Auslese an, andere, unterlegene Allele auszuschalten, deren Bestand durch Mutationen ständig neu aufgefüllt wird. Aus dieser Überlegung ergibt sich, daß die meisten Individuen in einer Population an den meisten Genloci homozygot sein sollten, da andernfalls die Belastung durch schädliche rezessive Gene (die „genetische Last“) zu groß werden würde. Muller, Crow und ihre Mitarbeiter waren die heftigsten Verfechter dieser traditionellen Sicht.

Die andere Schule, die von Dobzhansky (sowie Mather, Lerner, Mayr, B. Wallace und ihren Schülern) angeführt wurde, versteht den Genotyp als ein harmonisch ausgewogenes System vieler Gene, wobei die Heterozygoten häufig den Homozygoten eines Allels überlegen sind. Außerdem lehnt diese Schule absolute Fitneßwerte von Genen ab, so daß mehrere Allele die „besten“ sein könnten, was in jedem einzelnen Fall von ihrem genetischen Milieu und den örtlich vorherrschenden äußeren Selektionsdrucken abhängt. Die Theorie der Schule der ausgewogenen Gensysteme wurzelte in Chetverikovs Konzept des genetischen Milieus, das zur Theorie vom Genotyp als balanciertes System erweitert wurde (Dobzhansky, 1951; Mather, 1943).

Mit den klassischen Techniken der genetischen Analyse war es nicht möglich, die Frequenz von verborgenen rezessiven Genen in einer Population zu bestimmen, da jeweils nur ein Locus homozygot gemacht werden konnte. So war es unmöglich, den Streit zwischen der „klassischen“ und der „balancierten“ Schule beizulegen. Schließlich gelang es 1966 Hubby und Lewontin mit der neuen Enzym-Elektrophorese-Methode, für *Drosophila* ein erstaunlich hohes Niveau an Allel-Polymorphismus nachzuweisen; Harris führte zur selben Zeit das gleiche für den Menschen durch. Sie stellten fest, und dies wurde von späteren Forschern vielfach bestätigt, daß sogar ein einziges Individuum für 10% oder mehr seiner Loci heterozygot sein kann, und eine Art für 30–50% ihrer Genorte. Es schien also, als sei die Frage eindeutig zugunsten von Dobzhanskys Gleichgewichtstheorie entschieden worden. Außerdem schien es eine Rechtfertigung von Darwins Glauben an die Existenz eines praktisch unerschöpflichen Vorrats an genetischer Variation.

Doch wie bei den meisten neuen Forschungsrichtungen, warf auch das Studium der Enzymvariabilität mehr neue Fragen auf als es alte beantwortet hatte: Warum haben bestimmte Arten ein viel höheres Variabilitätsniveau als andere? Welcher Zusammenhang besteht zwischen der Variabilitätsebene und der Ökologie einer Art? Welcher Teil von Variabilität wird in der Population durch Auslese beibehalten und welcher durch Zufall (die Mutation praktisch neutraler Allele)? Welcher Zusammenhang besteht zwischen der Variabilität von Enzymgenen und der der restlichen DNA des Genotyps? Auf der Suche nach Antworten auf diese Fragen ist das Studium der Enzymvariabilität mit der Elektrophoresemethode heute eins der aktivsten Gebiete der Evolutionsgenetik (Lewontin, 1974; Ayala, 1976; Ayala et al., 1974b).

Die umstrittenste Frage im Zusammenhang mit dieser hohen genetischen Variabilität ist ihre Quelle. Man würde erwarten, daß Zufallsschwankungen und Selektionsdruck gegen unterlegene Homozygoten das Niveau der Allelvariabilität drastisch senken würden. Wie können in einer Population gleichzeitig sechs oder sogar mehr als zehn Allele an einem einzigen Locus beibehalten werden?

„Random-Walk Evolution“

Als man in den sechziger Jahren des 20. Jahrhunderts die enorme genetische Variabilität natürlicher Populationen entdeckte, wurde erneut die These einer selektiven Neutralität eines großen Teils dieser Variation vertreten. Die Verfechter dieser Theorie, King und Jukes (1969) sowie Crow und Kimura (1970), bezeichneten den genetischen Wandel aufgrund stochastischer Prozesse (im wesentlichen neutraler Mutationen) als „Nicht-Darwinistische Evolution“, ein irreführender Ausdruck, da Lamarckismus, Orthogenese und Mutationismus ebenfalls Formen nicht-Darwinistischer Evolution sind. Andere haben ihr den vielleicht angemesseneren Namen „random-walk evolution“ gegeben. Seither ist eine eifrige Kontroverse darüber im Gange, welcher Prozentsatz der in natürlichen Populationen beobachteten genetischen Variabilität durch Auslese bedingt ist und welcher auf Zufall beruht. Kurioserweise scheinen ideologische Bindungen bei dieser Kontroverse eine Rolle zu spielen, da Marxisten im großen und ganzen der *random-walk* Evolution eine größere Bedeutung zuschreiben als Nichtmarxisten. Mein eigenes Empfinden ist, daß die Selektion weitaus wichtiger ist, als die Verfechter der nicht-Darwinistischen Evolution zugeben, daß aber bei einem großen Teil der Variation an einigen Genloci in der Tat eine Zufallskomponente beteiligt ist.

Inzwischen ist es recht wahrscheinlich geworden, daß eine selektive Überlegenheit von Heterozygoten allein nicht imstande wäre, derart hohe Grade genetischer Vielfalt aufrechtzuerhalten. Doch gibt es noch andere Faktoren, die die genetische Vielfalt fördern (Mayr, 1963, S. 234–258). Bei polymorphen Schnecken und Insekten z. B. ist ein seltener Phänotyp in gewisser Weise gegen Räuber geschützt, da sich das „Suchbild“ des Räubers auf den gemeineren Phänotypus eingestellt hat (apostatische Selektion) (Clarke, 1962). Es ist darüber hinaus gezeigt worden (zuerst von Petit und Ehrman, 1969), daß die Weibchen vieler Arten eine Paarungspräferenz für Männchen mit seltenen Genotypen haben; dies trägt ebenfalls dazu bei, den Verlust seltener Genotypen in Populationen zu verhindern. Man hat noch andere Fälle variabler Auslesewerte entdeckt, und es scheint wahrscheinlich, daß frequenzabhängige Selektion ein recht wichtiger Mechanismus ist, durch den die genetische Variabilität von Populationen aufrechterhalten bleibt.

Gleichfalls häuft sich heute das Beweismaterial dafür, daß verschiedene Genotypen nicht nur in verschiedenen Unterteilungen der Artnische überlegen sind, sondern möglicherweise auch derartige Subnischen bevorzugen und fähig sind, sie zu finden. Dies steht im Einklang mit dem Befund, daß die genetische Vielfalt gewöhnlich in diversifizierten Biotopen größer ist als in einfacheren (Nevo, 1978; Powell und Taylor, 1979). Ein weiterer Mechanismus zur Erhaltung der genetischen Variabilität ist die Verteidigung gegen Parasiten und Pathogene, wie Haldane schon vor langer Zeit dargelegt hat (1949). Eine hohe genetische Variabilität an Immunität verleihenden Genen (Antikörper-Erzeugern usw.) schützt Populationen gegen verheerende Verluste, da die Pathogene unfähig sind, sich gegen seltene immune Gene durchzusetzen. Als letztes können – wenn, wie wir glauben, epistatische Wechselwirkungen wichtig sind – Gene mit niedriger Frequenz deshalb beibehalten werden, weil sie in bestimmten Kombinationen einen hohen Selektionswert haben. Wenn man bedenkt, wie viele derartiger auslesegesteuerter Mechanismen jetzt entdeckt worden sind, die alle den diploiden Genpool in die Lage setzen, genetische Variabilität zu speichern, so kommt man zwangsweise zu dem Schluß, daß ein großer Teil der beobachteten genetischen Variabilität von Populationen durchaus das Resultat der natürlichen Auslese sein kann [6].

Die Kosten der Auslese

Haldane (1957) und Kimura (1960) stellten Berechnungen an, die zeigten, wie „kostspielig“ es ist, in einer großen Population ein Allel durch ein selektiv überlegenes zu ersetzen. Sie schlossen daraus, daß die Evolution sehr langsam, d. h. an relativ wenigen Loci gleichzeitig erfolgen müsse, andernfalls würde die Gesamtsterblichkeit prohibitiv hoch sein. Diese Folgerung stand scheinbar im Widerspruch zu den sicher etablierten raschen Evolutionsraten (etwa bei Süßwasserfischen) sowie zu dem hohen Niveau an Heterozygotie in den meisten natürlichen Populationen. Offenbar hatte Haldane einige unrealistische Annahmen zugrundegelegt. Mayr (1963, S. 262) und später mehrere andere Autoren (Lewontin, 1974) machten darauf aufmerksam, welch vereinfachende Annahmen Haldane gemacht hatte. Zum Beispiel ist in einer Art, in der sich aufgrund von dichteabhängiger Konkurrenz nur ein kleiner Anteil der Nachkommen fortpflanzt, die Mortalität in jeder Generation in jedem Fall so groß, daß es keine große Belastung darstellt, solange die schädlichen Homozygoten auf das Konto des „verausgabbaren Überschusses“ gehen. Wichtiger ist, daß Haldanes Berechnungen sich auf große Populationen beziehen, wohingegen rasche evolutive Veränderungen am häufigsten in kleinen Populationen stattfinden (siehe unten). Es ist durchaus möglich, daß Haldane in bezug auf große, individuenreiche Arten recht hat. Darauf deutet etwa die evolutionäre Beständigkeit solcher Arten hin, wie sie sich in Fossilienfunden finden; aber Haldanes Berechnungen sind für kleine, insbesondere für Gründerpopulationen nicht gültig, und dies sind gerade die Populationen, in denen die entscheidendsten evolutiven Ereignisse stattzufinden scheinen.

Die natürliche Auslese als einheitliches Phänomen

Solange die Theorie der natürlichen Auslese in Zweifel gezogen wurde, dachte man nicht viel über mögliche Unterteilungen der natürlichen Auslese nach. Nun, da ihre Gültigkeit sicher etabliert ist, sind neue Fragen in den Vordergrund getreten, zum Beispiel, ob es einen Vorgang gibt, den man als Gruppenselektion bezeichnen kann oder nicht; ob es berechtigt ist, zwischen sexueller und natürlicher Auslese zu unterscheiden, wie Darwin es getan hatte, oder nicht. Beide Fragen haben ausgedehnte Kontroversen mit sich gebracht, und es ist notwendig, mit ein paar Worten zu erklären, welcher Natur dieser Streit ist.

Gruppenauslese

Die These, das Individuum stelle die wesentliche Selektionseinheit dar, ist von einigen Evolutionisten in Frage gestellt worden, die außerdem einen Prozeß der *Gruppenselektion* postulieren (Wynne-Edwards, 1962). Die Verfechter dieser Art von Auslese behaupteten, daß es Phänomene gibt, die unmöglich das Resultat individueller Selektion sein können. Sie beziehen sich insbesondere auf Merkmale ganzer Populationen, wie z. B. aberrante Geschlechterverhältnisse, Mutationsraten, Ausbreitungsentfernungen und verschiedene andere Mechanismen, die in natürlichen Populationen entweder die Kreuzung innerhalb der Populationen oder die Kreuzung von verschiedenen Populationen

fördern, sowie auf Grade von sexuellem Dimorphismus. Solche Unterschiede zwischen Populationen, behaupten die Verfechter der Gruppenauslese, können sich nur dann durchsetzen, wenn eine ganze Population (Deme) gegenüber anderen Demen begünstigt wird, da sie sich in ihrer genetischen Konstitution für den genannten Faktor unterscheidet. Ob solche Gruppenauslese tatsächlich stattfindet, und in welchem Maße, wird in der gegenwärtigen Literatur immer noch auf das heftigste erörtert; allgemein besteht aber Einigkeit darüber, daß die meisten dieser Fälle (mit Ausnahme vielleicht der sozial lebenden Tiere) im Sinne der individuellen Auslese interpretiert werden können (Lack, 1968; Williams, 1966).

Die Kontroverse über die Gruppenauslese führte den Evolutionisten in aller Deutlichkeit vor Augen, daß in der Tat Ungewißheit über verschiedene Aspekte der Selektion besteht. Man erkannte, daß man in der Vergangenheit eine Reihe recht verschiedener Phänomene zusammengeworfen hatte, und daß das Funktionieren der Auslese nicht vollständig zu verstehen war, solange dieser Bereich nicht in seine Komponenten zerlegt war.

Geschlechtliche Auslese

Bereits im ausgehenden 18. Jahrhundert hatten einige Tierzüchter vermutet, daß die Weibchen eine Vorliebe für kräftigere Männchen zeigten und daß dies die Erklärung für den Sexualdimorphismus sei. Der Vorgang, durch den ein Individuum dadurch einen Fortpflanzungsvorteil erwirbt, daß es für Individuen des anderen Geschlechts attraktiver ist, wurde von Darwin als *geschlechtliche Auslese* bezeichnet. Er unterschied sie deutlich von der natürlichen Auslese (*stricto sensu*), die eine Überlegenheit im Sinne allgemeiner Fitneß verleiht (z. B. Umwelttoleranz, Benutzung von Ressourcen, Täuschen von Räubern, Widerstandsfähigkeit gegenüber Krankheiten usw.). Darwins Interesse an der geschlechtlichen Auslese findet sich bereits in frühen handschriftlichen Notizen (um etwa 1840), doch verwandte er in *Origin of Species* (1859, S. 87–90) weniger als drei Seiten auf den Gegenstand. In *Descent of Man* (1871) dagegen nimmt die Erörterung der geschlechtlichen Auslese mehr Raum ein als die der Evolution des Menschen. Nichts jedoch demonstriert Darwins Interesse an dem Thema besser als seine umfangreiche Korrespondenz mit Wallace über die Ursache des sexuellen Dimorphismus (Kottler, 1980). Die Darwin-Wallace-Korrespondenz war der Auftakt zu einer Kontroverse über die Bedeutung der geschlechtlichen Auslese, die bisher noch zu keinem Ende gekommen ist. (Zu einer Übersicht über die frühe Phase der Kontroverse, siehe Kellogg, 1907, S. 106–128.) Darwins Bemühen, zwischen der sexuellen Auslese und der natürlichen Auslese zu unterscheiden, stieß auf energischen Widerstand. 1876 gab selbst Wallace die sexuelle Selektion auf, und das gleiche tat in den darauffolgenden Jahren die Mehrheit der experimentell arbeitenden Biologen, da sie, wie T. H. Morgan, nur an unmittelbaren Ursachen interessiert waren (etwa an der Frage, welche Hormone oder Gene für den sexuellen Dimorphismus verantwortlich sind). Die mathematisch arbeitenden Populationsgenetiker, für die die Evolution eine Veränderung in den Genfrequenzen war und die die Eignung lediglich als den Beitrag eines Gens zum Genpool der nächsten Generation definierten, lehnten eine sexuelle Auslese rundweg ab. Da sich ihre Definition in der Tat gleichermaßen auf natürliche wie auf sexuelle Auslese bezieht, ist für sie jegliche Unterscheidung zwischen den beiden Arten von Selektion überflüssig.

In den letzten Jahren ist das Individuum wieder in seinen Platz als Hauptangriffsziel der Auslese eingesetzt worden, und gleichzeitig ist Darwins Konzept der sexuellen Auslese wieder anerkannt (Campbell, 1972). Zugegeben: Darwin hatte in die geschlechtliche Auslese Aspekte des sexuellen Dimorphismus mit einbezogen, die besser unter natürlicher Auslese aufgeführt werden sollten (etwa einige Aspekte der männlichen Aggressivität), doch bleiben immer noch alle Aspekte der Schmucktrachten (und des Gesangs) der Männchen, die Darwin als Resultat der Partnerwahl der Weibchen, d. h. als Resultat der „female choice“, erklärt hatte. Obgleich dieses Prinzip bereits während der letzten hundert Jahre von der Mehrheit der Naturbeobachter verfochten worden war, wurde es von den meisten Biologen und von praktisch allen Nichtbiologen abgelehnt, weil es den Weibchen eine unterscheidende Fähigkeit zuschrieb, „die sie unmöglich haben konnten“. Neuere Studien von Ethologen und anderen Feldforschern haben jedoch in überzeugender Weise bewiesen, daß nicht nur bei Wirbeltieren, sondern auch bei Insekten und anderen Wirbellosen die Weibchen gewöhnlich sehr „zurückhaltend“ sind und keineswegs das erste beste Männchen, auf das sie treffen, als Kopulationspartner akzeptieren. In der Tat ist die Auswahl des Männchens, das ein Weibchen schließlich zur Kopulation zuläßt, oft ein außerordentlich langwieriger Vorgang. In diesen Fällen ist „female choice“ eine feststehende Tatsache, und zwar auch dort, wo noch nicht bekannt ist, welche Kriterien die Weibchen bei ihrer Wahl zugrundelegen.

Hier besteht ein krasser Gegensatz zu den Männchen, die gewöhnlich bereit sind, sich mit jedem Weibchen zu paaren, und häufig noch nicht einmal einen Unterschied zwischen Weibchen ihrer eigenen Art und anderer Arten machen. Die Gründe für diesen drastischen Unterschied zwischen Männchen und Weibchen sind von Bateman (1948) dargelegt und von Trivers (1972) weiter entwickelt worden; sie beruhen auf dem Prinzip der Investition. Ein Männchen hat genug Samen, um zahlreiche Weibchen zu befruchten, seine Investition in eine einzige Kopulation ist daher sehr klein. Ein Weibchen dagegen produziert relativ wenige Eier, zumindest in Arten mit „female choice“, und investiert darüber hinaus möglicherweise viel Zeit und Mittel in Ausbrüten der Eier, Austragen der Embryonen und Brutpflege nach dem Ausschlüpfen. Sie kann ihr gesamtes reproduktives Potential verlieren, wenn sie bei der Auswahl ihres Paarungspartners einen Fehler macht (zum Beispiel dadurch, daß sie minderwertige oder sterile Bastarde erzeugt). Das Prinzip der „female choice“ erklärt außerdem eine Reihe anderer Phänomene, die zuvor rätselhaft waren, zum Beispiel, warum Polymorphismus bei Schmetterlingen mit Bates'scher Mimikry gewöhnlich auf Weibchen beschränkt ist. Die Weibchen würden Männchen benachteiligen, die vom artspezifischen Bild des Paarungspartners allzu stark abweichen (Auslöser) [7].

Es gibt heute eine berechtigte Tendenz, die sexuelle Auslese recht allgemein zu interpretieren, und zwar als jedes morphologische oder verhaltensmäßige Merkmal, das einen Fortpflanzungsvorteil verleiht [8]. Mayr (1963, S. 199–201) machte auf die potentiell „egoistischen“ Aspekte einiger Arten der natürlichen Auslese aufmerksam, insbesondere jene, die den Fortpflanzungserfolg von Individuen steigern, ohne zur allgemeinen Angepaßtheit der Art beizutragen. Hamilton (1964), Trivers (1972) und Dawkins (1977) zeigten, wie weit diese Art der sexuellen Auslese verbreitet ist und wie tiefgreifend sie das tierische Verhalten sowie auch Evolutionstrends beeinflußt. Wilson (1975) gab einen Überblick über einen großen Teil der Literatur hierzu. Der fortpflanzungsmäßige Egoismus scheint ein milderer Gegenstück zum Kampf ums Dasein zu sein als das von den Sozialdarwinisten zu einem Sprichwort gemachte „Natur, Zähne und Klauen blutigrot“.

Während der achtziger und neunziger Jahre, als man Sozialdarwinismus und echten Darwinismus verwechselte, wurden Hilfsbereitschaft und Selbstlosigkeit häufig als Beweis für die Evolution solcher ethischen Tendenzen des Menschen zitiert, die unmöglich das Produkt der natürlichen Auslese gewesen sein konnten. Bei dieser Behauptung übersah man, daß Zusammenarbeiten und Hilfsbereitschaft, insbesondere bei sozial lebenden Organismen einen Auslesevorteil haben kann. Darwin hatte dies bereits erkannt, als er sagte: „Ich gebrauche die Bezeichnung ‚Kampf ums Dasein‘ in einem weiten metaphorischen Sinne . . . , der die Abhängigkeit der Wesen voneinander . . . mit einschließt“ (1859, S. 62).

Das Problem der Selbstlosigkeit und ihrer Evolution, das Haldane im Jahre 1932 aufwarf, steht heute wieder im Zentrum der Aufmerksamkeit. Als Selbstlosigkeit definiert man gewöhnlich eine Tätigkeit, die einem anderen Individuum (dem „Empfänger“) einen Vorteil bringt, und zwar anscheinend zum Schaden des Altruisten. Haldane wies darauf hin, daß ein selbstloser Zug von der natürlichen Auslese begünstigt werden würde, wenn der Empfänger genügend nah verwandt ist, so daß sein Überleben den Genen, die er mit dem Altruisten gemeinsam hat, einen Vorteil bringt. Wenn zum Beispiel eine Chance von 1 : 10 besteht, daß eine altruistische Handlung den Altruisten das Leben kostet, die Begünstigten aber seine Kinder, Geschwister oder Enkel sind, mit denen allen er insgesamt mehr als 10% seiner Gene gemeinsam hat, so würde die Auslese die Entwicklung des Altruismus fördern. Diese spezielle Form der Auslese ist auch als *Verwandtschaftsauslese* bezeichnet worden, und die Fitneß, die sich auf alle Träger desselben (oder ähnlichen) Genotyps bezieht, als *umfassende Fitneß (inclusive fitness)*. Haldanes recht einfache Theorie wurde inzwischen von Hamilton, Trivers, Maynard Smith, G. C. Williams, Alexander, West-Eberhard und vielen anderen weiter ausgearbeitet und ist zu einem Teil der Soziobiologie geworden [9].

Der Soziobiologe befaßt sich, allgemein ausgedrückt, mit dem Sozialverhalten von Organismen im Licht der Evolution. Fast alle stimmen darin überein, daß ein großer, wenn nicht der größte Teil des sozialen Verhaltens bei Tieren eine starke genetische Komponente besitzt. Angegriffen wird die Soziobiologie vor allem dort, wo sie sich mit dem Menschen befaßt: Kann man das soziale Verhalten des Menschen mit dem der Tiere vergleichen? In welchem Ausmaß ist das Sozialverhalten des Menschen Bestandteil seines Primatenerbes? Das sind nur zwei der Fragen, die gestellt worden sind. Zu einem großen Teil scheint der Streit semantischer Natur zu sein. Zum Beispiel hat man E. O. Wilson und anderen Soziobiologen vorgeworfen, sie predigten eine genetische Determiniertheit des Verhaltens. Das ist jedoch keine korrekte Wiedergabe ihrer Ansichten. Sie haben lediglich gesagt, ein großer Teil des sozialen Verhaltens des Menschen besitze eine genetische Komponente. Über die Gültigkeit dieser Behauptung kann man argumentieren – in jedem Fall aber bedeutet sie nicht dasselbe wie genetischer Determinismus. Es sei daran erinnert, daß ein Verhalten von „geschlossenen“ oder „offenen“ Programmen gesteuert werden kann, und daß sogar offene Programme eine erhebliche genetische Komponente haben. Die tiefreichenden Unterschiede im sozialen Verhalten verschiedener Menschengruppen, von denen einige eng miteinander verwandt sind, zeigen jedoch, wie viel an diesem Verhalten kultureller und nicht genetischer Art ist.

Die evolutionäre Bedeutung des Geschlechts

Mehrere jüngere Autoren sind beunruhigt darüber, daß möglicherweise ein Widerspruch zwischen Weismanns Theorie der Sexualität und dem Prinzip des Fortpflanzungserfolgs besteht. Eine Art mit uniparentaler Fortpflanzung kann doppelt so viele sich fortpflanzende Individuen erzeugen wie eine sich sexuell reproduzierende Art, die die Hälfte ihrer Zygoten auf Männchen „verschwendet“. Dementsprechend würde man erwarten, daß die natürliche Auslese die uniparentale Reproduktion (etwa Parthenogenese) gegenüber der geschlechtlichen Fortpflanzung begünstigen sollte (Williams, 1975; Maynard Smith, 1978). In der Tat ist die uniparentale Fortpflanzung sowohl unter Pflanzen als auch unter Tieren weitverbreitet, und doch ist sie viel seltener als geschlechtliche Fortpflanzung. Bisher ist noch keine Erklärung vorgebracht worden, die dieses Rätsel zufriedenstellend lösen würde. Zweifellos ist langfristig gesehen die geschlechtliche Fortpflanzung überlegen, da sie für den Fall einer größeren Veränderung in der Umwelt einen Ausweg bietet. Kurzfristig jedoch und in relativ stabilen Umwelten würde man erwarten, daß die doppelte Fruchtbarkeit der sich uniparental fortpflanzenden Individuen den Sieg davontreiben würde. Vielleicht sollte man erneut das Prinzip des „verausgabbaren Überschusses“ („expendable surplus“) heranziehen: Selbst bei sich sexuell reproduzierenden Organismen besteht bereits ein hinreichend großer verausgabbarer Überschuß; ein Verdoppeln dieses Überschusses würde keinen besonderen Selektionsvorteil bringen. Umgekehrt besteht wenig Zweifel daran, daß das Aufgeben der Sexualität zukünftig evolutionäre Optionen drastisch beschneidet. Evolutive Linien, die auf uniparentale Fortpflanzung umschwenken, sterben mit größter Wahrscheinlichkeit früher oder später aus, und mit ihr auch jeder Mechanismus, der ein solches Umschwenken erlauben würde. Übrig bleiben also Linien mit strikt sexueller Fortpflanzung, die sich nicht auf uniparentale Fortpflanzung umstellen können, dafür aber imstande sind, die von den ausgestorbenen uniparentalen Linien geräumten Nischen auszufüllen. Natürlich ist sexuelle Fortpflanzung in allen solchen Fällen obligatorisch, in denen die Möglichkeit besteht, daß sich ein zweiter Elternteil an der Pflege des Nachwuchses beteiligt. Es bestehen viele andere Korrelationen zwischen sexueller Fortpflanzung, Verhalten und Nischenausnutzung (Ghiselin, 1974a). Man weiß seit langem, daß bei einer großen Zahl von Organismen (bestimmte Parasiten, Süßwasserplankton, Blattläuse) sexuelle Fortpflanzung und Parthenogenese regelmäßig alternieren, und daß die Umstellung von einem Zustand zum anderen eng mit Veränderungen in der Umwelt korreliert ist.

Die natürliche Auslese ist in der Tat häufig rätselhaft, und der moderne Evolutionist ist über die selektiven Aspekte einiger Naturerscheinungen genau so verblüfft, wie Darwin und Wallace es waren. Wenn man bedenkt, was für ein nützliches Organ das menschliche Gehirn ist, so kann man sich fragen, warum die Auslese nicht alle Organismen mit einem ebenso großen Gehirn ausstattete? Ja, warum? Oder, wenn wir dieses Argument auf den Kopf stellen: Welcher Selektionsdruck stattete den Neanderthaler mit einem Gehirn aus, das ebenso groß war wie das Darwins, Einsteins oder Freuds? Diese Schwierigkeit, die Größe des Gehirns unserer primitiven Vorfahren zu erklären, weckte in Wallace Zweifel daran, daß die Auslese für den Ursprung des Menschen *als Mensch* verantwortlich sein konnte. Wallace übersah jedoch, daß das entscheidende Moment bei aller Auslese eine Notlage oder eine Katastrophe ist. Gewöhnlich ändert die Selektion ein Organ oder eine Funktion nicht während normaler Zeiten, sondern sie werden von der Auslese vielmehr zu einer Zeit begünstigt, in der sie das Ende der Variationskurve

bilden und ihrem Träger erlauben, in einer Notsituation zu überleben, in der die anderen Tausende oder Millionen Individuen der Art zugrundegehen. „Katastrophische Selektion“ ist, wie Lewis (1962) richtig betont hat, ein sehr wichtiger evolutionärer Vorgang.

Artbildungsmodi

Als erster bewußter Vertreter des Populationsdenkens betonte Darwin die Allmählichkeit des Prozesses der geographischen Speziation (siehe Kapitel 11). Die Mendelisten lehnten Darwins Folgerung entschieden ab und gingen stattdessen davon aus, wie de Vries feststellte, daß „neue Arten und Varietäten mittels gewisser Sprünge aus bestehenden Formen erzeugt werden“. Der Artbildungsmodus war ein Zankapfel zwischen Naturbeobachtern und Mendelisten (Mayr und Provine, 1980). Vergleichende Anatomen, Erforscher der Phylogenese und sogar Experimentalgenetiker stellten sich die Evolution strikt als „vertikale“ Evolution vor, und sahen in der phyletischen Linie die Einheit der Evolution. Es war ein wichtiger Beitrag der neuen Systematik, daß sie die Population als Einheit der Evolution setzte und hierauf die Erklärung der Artbildung gründete. Neue Arten entstehen, so behauptete die neue Systematik, wenn Populationen isoliert werden. Diese These wurde von Mayr (1942) verfochten, der sich dabei auf eine Fülle von Detailmaterial stützte. Zunächst wurde nichts über die Größe derartiger isolierter Populationen gesagt, außer daß Sewall Wright (1932) darauf aufmerksam machte, in kleinen und sehr kleinen Populationen könnte infolge von Zufallsschwankungen genetische Drift auftreten.

Die Theorie der geographischen Speziation gründete sich im wesentlichen auf Vögel, Schmetterlinge und andere weitverbreitete Insekten, einige Schneckengruppen und andere Tiergruppen mit gut definierten geographischen Variationsmustern. Die geographische Artbildung ist in diesen Gruppen so gut begründet und die Abfolge der Schritte, mit denen sich die isolierten Populationen auseinanderentwickeln, ist so reichlich dokumentiert, daß nach 1942 kein Zweifel mehr daran bestehen bleiben konnte, daß die geographische Artbildung ein wichtiger und vermutlich der vorherrschende Speziationsmodus bei den Tieren ist.

Da die Zahl unüberwindlicher geographischer Schranken (Gebirge, Wasser etc.) auf dem Festland begrenzt ist, muß irgendeine andere Art von Schranke für die offensichtlich wirksame Speziation auf Kontinenten verantwortlich sein. Mehrere Autoren (siehe Mayr, 1942) vermuteten, es könne sich um Vegetationsbarrieren oder unbewohnbares Gelände anderer Art handeln. Keast (1961) bewies die Wahrheit dieser Annahme überzeugend für australische Vögel. Haffner (1974) entdeckte, daß das Alternieren von feuchten und trockenen Perioden während des Pleistozän für die außerordentlich wirksame Artbildung unter den Vögeln im Amazonasbecken verantwortlich gewesen war, Williams und Vanzolini wiesen dasselbe für Reptilien nach und Turner für Schmetterlinge. Wie wirksam ein beliebiger Vegetationsgürtel als Schranke ist, hängt von den Ausbreitungsmitteln einer Art ab. Für flugunfähige Heuschrecken oder unter der Erde lebende Säugetiere kann selbst eine recht schmale Zone ökologisch ungeeigneten Terrains eine wirksame Ausbreitungsbarriere sein. Einige Autoren (White, 1978) haben, da sie die Vegetationsschranken nicht erkannten, nicht-geographische Speziationsmechanismen postuliert.

In Lehrbuchillustrationen wurde bis vor kurzer Zeit die geographische Artbildung gewöhnlich in einem Diagramm dargestellt, bei dem eine weitverbreitete Art durch eine geographische Schranke in der Mitte durchgetrennt wurde. Die beiden Hälften würden, voneinander isoliert, mit der Zeit so verschieden werden, daß sie sich zueinander wie verschiedene Arten verhalten würden, wenn zu einem späteren Zeitpunkt der Kontakt zwischen ihnen wieder hergestellt würde. Mehr ins Einzelne gehende Studien der Verbreitungsmuster von in der Artbildung befindlichen Gruppen, und insbesondere von Arten, die erst vor kurzem entstanden zu sein schienen, deuten jedoch auf eine andere Lösung hin. Als Mayr in den vierziger und fünfziger Jahren über die geographische Variation von Vögeln auf Südseeinseln arbeitete, war er davon beeindruckt, wie häufig die am meisten periphere Population auch die am stärksten abweichende Population war, wobei sie häufig ein derartiges Maß an Andersartigkeit erreichte, daß sie als eine andere Art oder sogar als andere Gattung eingestuft worden war. Mayr berichtet 1942 von einer Reihe von Fällen höchst distinkter allopatrischer „Gattungen“, die verbreitungsmäßig lediglich weit entfernte Subspezies waren. Zu jener Zeit galt sein Hauptinteresse taxonomischen Fragen (Wie sind solche Populationen zu klassifizieren?), doch grübelte er weiter über die Ursachen dieses Phänomens nach. Da er sich der Häufigkeit von Gründerpopulationen jenseits der Peripherie des soliden Artareals bewußt war, kam ihm schließlich der Gedanke, solche Gründerpopulationen müßten bei Fehlen eines spürbaren Genflusses und unter mehr oder weniger auffällig verschiedenen physikalischen und biotischen Umweltbedingungen der ideale Ort für eine drastische genetische Neuorganisation des Genpools sein (Mayr, 1954).

Aus zwei Gründen postulierte Mayr die Bedeutung von Gründerpopulationen. Der eine war die Beobachtung, daß aberrante Artpopulationen fast immer peripher isoliert sind und daß die am stärksten abweichende Population relativ häufig auch die am weitesten entfernte Population ist, wie *D. tristrami* (San Cristobal) in der Gattung *Dicaeum*, *D. galeata* (Marquesas) in *Ducula*, und buchstäblich Scharen von ähnlichen Beispielen, wie Mayr (1942; 1954) sie aufzählt. Im Gegensatz dazu ist das Ausmaß an geographischer Variation in benachbarten Artarealen gewöhnlich geringer. Der andere, von Haldane (1937; 1957) genannte Grund ist: große, weitverbreitete Populationen, in der Tat alle individuenreichen Arten, sind evolutionsmäßig träge, da neue Allele, sogar wenn sie vorteilhaft sind, sehr lange Zeit brauchen, um sich über das gesamte Artareal auszubreiten. Die genetische Homoeostasis (Lerner, 1954) setzt allen Veränderungen in einem großen, ungeteilten Genpool starken Widerstand entgegen. Es scheint nicht so, als stützten die Tatsachen der geographischen Isolation Sewall Wrights Modell, dem zufolge die rascheste Entwicklung in großen Arten aus nur zum Teil isolierten Demen stattfindet. In der Tat bleiben, wie die Fossilienurkunden zeigen, individuenreiche, weitverbreitete Arten häufig seit der Zeit, in der sie zum ersten Mal auftraten, bis zur Zeit ihres Aussterbens praktisch unverändert. Dagegen ist das evolutionäre Schicksal peripher isolierter Populationen häufig sehr verschieden. Sie werden gewöhnlich von einer kleinen Zahl von Individuen gegründet, ja oft sogar nur von einem einzigen befruchteten Weibchen, und enthalten nur einen kleinen Bruchteil der gesamten genetischen Variabilität der Elternart. Dies, so postulierte Mayr, dürfte eine stark vermehrte Homozygotie und eine Veränderung der Fitneßwerte vieler Gene in einer drastisch veränderten genetischen Umwelt zur Folge haben. Viele epistatische Wechselwirkungen dürften völlig verschieden sein von denen in der Elternpopulation. Mayr stellte daher die Hypothese auf, solche Gründerpopulationen seien in einer besonders guten Position, um eine drastische

genetische Restrukturierung durchzumachen, die manchmal die Ausmaße einer echten „genetischen Revolution“ annehmen könne (Mayr, 1954). Daß solche Gründerpopulationen krasse genetische Veränderungen erfahren können, läßt sich kaum bezweifeln. Die brillanten Forschungen von Hampton Carson (1975) über Artbildung in der Gattung *Drosophila* auf den Hawaii-Inseln haben Mayrs Theorie in überzeugender Weise bestätigt. Den Beobachtungen zufolge besteht kein Zweifel daran, daß rasche Speziation in sehr kleinen Populationen erfolgt.

Im ersten Viertel dieses Jahrhunderts erkannte man, daß Chromosomen bei der Speziation eine wichtige Rolle spielen. In der ersten Auflage seines Buches *Genetics and the Origin of Species* (1937) widmete Dobzhansky fast ein Drittel des Raumes einer Erörterung chromosomaler Phänomene; in der botanischen Literatur spielten Chromosomen eine noch wichtigere Rolle. Gewiß wies man schließlich nach, daß es sich bei de Vries' *Oenothera*-„Mutationen“ größtenteils um chromosomale Neuankordnungen handelte und nicht um einen normalen Speziationsmechanismus. Doch wurde kurz darauf die Polyploidie entdeckt, ein Vorgang, bei dem durch die Verdoppelung des Chromosomensatzes in einem einzigen Schritt neue Arten entstehen können (Stebbins, 1950; Grant, 1971). Allerdings krankte die Erörterung der Rolle der Chromosomen bei der Artbildung an zwei Mißverständnissen.

Erstens gingen einige auf eine Organismengruppe spezialisierte Wissenschaftler davon aus, ihre Befunde seien auf alle Lebewesen ausdehnbar; inzwischen ist von einer Reihe von Forschern dargelegt worden, daß dies nicht gerechtfertigt ist. Zum Beispiel wurde die Behauptung, daß *alle* Artbildung durch chromosomale Umorganisation bedingt sei, von Carson (1975) widerlegt; er zeigte, daß bei der Hawaiischen *Drosophila* wirksame Artbildung stattfinden kann ohne sichtbare Veränderung in den Chromosomen. Da diese Hawaiischen Arten wegen ihrer riesigen Speicheldrüsenchromosomen sehr genau analysiert werden können, müssen strukturelle chromosomale Veränderungen (welche auch immer es sein mögen) während der Speziation sehr winzig sein. Bei anderen Organismengruppen unterscheiden sich nahe verwandte Arten häufig auffällig in ihrem Karyotyp, etwa durch Inversionen (parazentrische oder perizentrische), Translokationen, Robertsonsche Verschmelzungen oder Trennungen oder andere Veränderungen der Chromosomenstruktur. Verschiedene Gruppen spezialisieren sich also auf verschiedene Mechanismen der Chromosomenveränderung (Mayr, 1970, S.310–319; White, 1974).

Die zweite falsche Vorstellung war die Annahme, chromosomale Speziation sei eine Alternative zur geographischen Speziation. Tatsächlich jedoch stellen chromosomale und geographische Speziation zwei völlig verschiedene Dimensionen dar. Die Art von Chromosomenunterschieden, durch die sich eng verwandte Arten voneinander unterscheiden (im Gegensatz zu solchen, die ein Zeichen für chromosomalen Polymorphismus sind), senken fast immer die Fitneß der Heterozygoten, und zwar aufgrund von Störungen aller Art bei der Meiosis. Derartige Chromosomenumstrukturierungen hätten nur eine geringe Chance, sich in einer großen Population festzusetzen, wo sie viele Generationen als Heterozygote überstehen müßten. Nur in einer kleinen Gründerpopulation mit einem hohen Grad an Inzucht hätten sie eine Chance, die Phase der Heterozygotie rasch zu durchlaufen und zu dem geeigneteren homozygotischen Zustand des neuen Chromosomentyps zu gelangen. Was für Chromosomenumänderungen zutrifft, gilt auch für neue epistatische Gleichgewichte der Gene, für den Erwerb neuer Isolationsmechanismen und für die Umstellung auf neue Nischen. Sie werden alle beim

Durchlaufen des Engpasses einer Gründerpopulation leichter erworben als durch den langsamen Ausleseprozeß in einer großen, individuenreichen Art. Es ist kein Widerspruch, wenn wir sagen, eine neue Art sei durch geographische *und* chromosomale Speziation entstanden. Der Ausdruck „peripher isoliert“ wird etwas doppeldeutig bei Arten mit niedriger Populationsdichte und sehr reduzierter Ausbreitungsfähigkeit. In solchen Fällen kann eine Art aus zahlreichen mehr oder weniger isolierten Kolonien bestehen, und es ist möglich, daß in einem zuvor unbewohnten Teil inmitten des Artareals eine neue isolierte Kolonie gegründet wird. Aber auch eine solche Gründerpopulation würde dieselben Schritte der Inzucht und Homozygotie durchlaufen, als ob sie jenseits der Peripherie des Artareals isoliert wäre.

Gegenwärtig ist man dabei, einiges Beweismaterial dafür zu entdecken, daß die Leichtigkeit der Artbildung weitgehend (und negativ) mit der Populationsgröße korreliert ist und daß rasche Speziation nicht notwendigerweise auf Gründerpopulationen beschränkt ist. Eine drastische Reduktion der Populationsgröße, wie sie beispielsweise während des Pleistozän in vielen Refugien stattgefunden hat, beschleunigt ebenfalls die Speziation, wie Haffer (1974) und andere dies für die Waldrefugien im Amazonasbecken gezeigt haben. Allerdings weichen solche Arten allem Anschein nach niemals auch nur annähernd so stark ab wie einige in peripheren Isolaten entstandene Arten.

Eine weitere große Streitfrage auf dem Gebiet der Artbildung betrifft die alte Kontroverse, die in den sechziger und siebziger Jahren des 19. Jahrhunderts zwischen Darwin und Wagner über die Frage entbrannte, ob geographische Isolation überhaupt notwendig sei (Mayr, 1963; Sulloway, 1979). Immer wieder von neuem wurden Mechanismen vorgeschlagen, die die Aufteilung einer einzelnen Deme in zwei fortpflanzungsmäßig isolierte Deme erlauben würden (sympatrische Speziation), ohne daß äußere Schranken zur Verhinderung eines Genflusses bestehen. Drei Mechanismen der sympatrischen Speziation wurden am häufigsten vorgeschlagen,

1. diversifizierende (disruptive) Selektion, die eine bimodale Genverteilung bis zur Diskontinuität begünstigen würde,
2. allochronische Artbildung aufgrund einer Auseinanderentwicklung der Paarungszeiten und
3. im Fall einer wirtsspezifischen Art die Kolonisierung eines neuen Wirts.

Sympatrische Speziation durch Wirtsspezialisierung ist eine Vorstellung, die sich von Darwin bis zur synthetischen Theorie der Evolution außerordentlicher Beliebtheit erfreute und auch heute wieder recht populär ist (Bush, 1975). Wie ich 1942 gezeigt habe, sind dem Auftreten dieser Speziation jedoch viele Grenzen gesetzt, obgleich die Spezialisierung auf neue Wirte bei monophagen Arten und insbesondere bei Pflanzenfressern potentiell eine wichtige Methode der sympatrischen Speziation sein könnte; und die Häufigkeit der Fälle, in denen sie wahrscheinlicher ist als geographische Speziation, ist immer noch eine offene Frage (White, 1978). Ich habe den starken Verdacht, daß auch hier das Problem verzerrt wird, wenn man geographische Speziation und Speziation durch Kolonisierung eines neuen Wirts streng voneinander trennt. Es liegt auf der Hand, daß die Umstellung auf einen neuen Wirt in kleinen Gründerpopulationen – sei es in der freien Natur oder im Laboratorium – viel leichter ist als innerhalb des kontinuierlichen Areals einer großen, individuenreichen Art [10].

Das größte ungelöste Problem in der Speziationsforschung ist immer noch die Frage der genetischen Basis der Artbildung. Um den Prozeß der Artbildung zu beschreiben,

verläßt man sich immer noch hauptsächlich auf Hypothesen aus Verbreitungsmustern. Es wird nicht möglich sein, die Kontroversen über die Häufigkeit und Gültigkeit der verschiedenen Speziationsmodi beizulegen, solange wir die zugrundeliegenden genetischen Vorgänge nicht besser verstehen. Noch 1974 (S. 159) sagte Lewontin: „Wir wissen praktisch gar nichts über die genetischen Veränderungen, die bei der Artbildung stattfinden“. Dies ist leider auch heute noch weitgehend wahr. Die ältere Literatur (Jameson, 1977) ist durch die Entdeckung der Heterogenität der DNA praktisch überholt.

Zuerst meinte man, ein Vergleich der Frequenz von Enzymallelen in Populationen vor und nach der Artbildung könne eine entscheidende Antwort geben. Mit diesen Analysen versuchte man, mehr oder weniger im Sinne der Bohnensackgenetik, „eine quantitative Speziationstheorie im Sinne genotypischer Frequenzen aufzustellen“ (Lewontin, 1974, S. 159). Alle im Verlauf dieser Forschungen gewonnenen Ergebnisse deuten jedoch darauf hin, daß Verschiebungen in Enzymallel-Frequenzen kein primärer Wirkungsfaktor bei der Speziation sind. Zum Beispiel variiert der Unterschiedsgrad bei Isozymen unter eng verwandten Arten in verschiedenen Gattungen sehr stark. Das Überschreiten der Artschwelle scheint nicht mit einer drastischen Verschiebung in Genfrequenzen zusammenzufallen. Einige Autoren legten dies so aus, als falsifiziere es Mayrs Theorie der genetischen Revolutionen in Gründerpopulationen. Dies wäre in der Tat richtig, wenn die Enzymgene der wichtigste genetische Mechanismus für die Fortpflanzungsisolierung wären.

Es wird zunehmend wahrscheinlicher, daß es spezielle genetische Mechanismen oder Regulationssysteme gibt, die den Grad der Fortpflanzungsisolierung steuern. Derartige Mechanismen können auf eine relativ kleine Zahl von Genen oder auch einen begrenzten Teil des Karyotyps begrenzt sein (Carson, 1976). Sie können in den verschiedenen neuen DNA-Arten (etwa der mittelrepetitiven DNA) gefunden werden, die in den letzten Jahren identifiziert worden sind. Die raschen und unerwarteten Entdeckungen in der Molekulargenetik machen es wahrscheinlich, daß in Bälde eine größere Revision unserer Interpretation der Genetik der Speziation zu erwarten ist.

Wenn nur ein begrenzter Teil der DNA die Fortpflanzungsisolierung unter den Arten steuert, könnten recht wenige Mutationsschritte oder begrenzte Umstrukturierungen des Karyotyps den Artbildungsprozeß in Gang setzen. Dies wäre in einer aus ein paar Individuen bestehenden Gründerpopulation weit leichter als in einer weitverbreiteten, individuenreichen Art. Andererseits läßt die Mannigfaltigkeit der Isolationsmechanismen, durch die die meisten Arten voneinander getrennt sind, darauf schließen, daß der volle Artrang in den meisten Fällen nur durch einen langwierigen Prozeß erworben wird. Da die Speziation allmählich ist, d. h. sich selbst in Gründerpopulationen über eine Reihe von Generationen erstreckt, würde man nicht erwarten, daß sie durch eine einzige Mutation erfolgt. Alles deutet darauf hin, daß dies in der Tat auch nicht geschieht. Doch was genau während der Artbildung vor sich geht, ist immer noch ein Rätsel. Carson (1976, S. 220) schlägt vor, es sei „ein sich verschiebendes inneres Gleichgewicht von Wechselwirkungen, in denen Regulatorgene eine große Rolle spielen“.

Was Mayrs Theorie unerklärt gelassen hatte, war die Unregelmäßigkeit genetischer Revolutionen. Sie finden in einigen, nicht aber in allen peripher isolierten Gründerpopulationen statt. Warum? Seit 1954 sind viele Fortschritte im Verständnis des Genoms erzielt worden. Man weiß heute, daß einige Teile der DNA, die Isozymgene, von der genetischen Revolution weniger beeinträchtigt werden als andere (vermutlich einige der Regulationssysteme). Templeton (1980) grübelte über einige dieser Faktoren nach, ins-

besondere darüber, warum genetische Revolutionen nur unter bestimmten Bedingungen stattfinden[11]. Angesichts unserer begrenzten Kenntnis der Rolle der verschiedenen Klassen repetitiver DNA und anderer kürzlich entdeckter Aspekte des Genotyps ist es für eine definitive Erklärung noch zu früh. Doch haben alle jüngeren Untersuchungen Mayrs Theorie vollumfänglich unterstützt, daß entscheidende evolutionäre Ereignisse am häufigsten durch genetische Revolutionen in peripher isolierten Gründerpopulationen stattfinden.

Makroevolution

Ein drittes Forschungsgebiet – neben der natürlichen Auslese und der Artbildung – war in der Zeit nach der Synthese der Evolutionstheorie wichtig: das Studium der Makroevolution. Sie ist auf verschiedene Weise definiert worden: Evolution oberhalb des Art-niveaus, Evolution der höheren Taxa, oder Evolution, wie sie von Paläontologen und vergleichenden Anatomen erforscht wird. Aufgrund ihrer Erfolge bei der Festlegung der Stratigraphie entwickelten Paläontologen, insbesondere Wirbellosen-Paläontologen, von etwa 1910 an ein starkes Interesse an geologischen Fragen; ihr Interesse an der Evolutionsgeschichte wurde daher geringer. Vor der Synthese der Evolutionsbiologie studierten die Paläontologen die Makroevolution ohne jede effektive Verbindung zur Genetik. Nur sehr wenige Paläontologen waren reine Darwinisten, die die natürliche Auslese als den dominierenden Wirkungsfaktor in der Evolution akzeptierten. Die Mehrzahl der Paläontologen glaubte entweder an Saltationen oder an irgendeine Form finalistischer Autogenese. Makroevolutionäre Vorgänge und Kausalitäten galten allgemein als etwas, das besonderer Art war und mit den von Genetikern und Speziationsforschern untersuchten Populationserscheinungen nichts gemein hatte.

All dies sollte sich mit der Synthese der Evolution dramatisch ändern; von nun an waren nämlich einige Grundthesen der Forscher über Makroevolution nicht mehr glaubhaft zu vertreten. Zu den wichtigsten Annahmen, die nunmehr abgelehnt wurden, gehörten:

1. daß größere Saltationen für die Erklärung des Ursprungs neuer Arten und höherer Taxa unerlässlich sind;
2. daß evolutive Trends und die fortgesetzte Verbesserung der Anpassungen die Existenz autogenetischer Prozesse erfordern und
3. daß Vererbung indirekt ist.

Rensch und Simpson vollbrachten eine großartige Leistung, als sie zeigten, daß es zur Erklärung der Phänomene der Makroevolution nicht notwendig ist, eine dieser drei Theorien zu übernehmen und daß in der Tat die Evolutionserscheinungen oberhalb der Artebene mit den neuen Befunden der Genetik und Mikrosystematik im Einklang stehen. Natürlich mußte sich diese Folgerung auf Annahmen stützen, die ihrerseits aus morphologischen, taxonomischen Zeugnissen sowie Zeugnissen der Verbreitung bestanden, da höhere Taxa zu jener Zeit der genetischen Analyse nicht zugänglich waren, was, mit Ausnahme des molekularen Beweismaterials, übrigens auch heute noch zutrifft.

Zur Verteidigung der Paläontologie muß allerdings gesagt werden, daß sich zwar Saltationisten und Verfechter autogenetischer Faktoren deutlich in der Mehrheit befanden, daß es aber auch eine ganze Reihe von Verfechtern des allmählichen Wandels (Gra-

dualisten) und der natürlichen Auslese unter ihnen gab. Schon 1894 hatte W. B. Scott die Allmählichkeit des evolutiven Wandels energisch gegen Bateson verteidigt. Obgleich es in allen Arten eine mehr oder weniger ausgeprägte Variation um das „Normale“ gibt, sagte Scott, kämen Neuanfänge in der Phylogenese nicht von den extremen Varianten, sondern vielmehr von einem allmählichen Verschieben des Normalen (S. 359). Osborn und andere Verteidiger der Orthogenese unterstützten ebenfalls die allmähliche Evolution gegen den Saltationismus.

Auch die natürliche Auslese hatte ihre Verteidiger. Zwar waren sich die meisten Paläontologen darin einig, daß die natürliche Auslese allein nicht ausreichte, um die Phänomene der Makroevolution zu erklären, doch gab es unter ihnen einige nachdrückliche Vertreter der natürlichen Auslese, etwa Dollo, Kovalevsky, Abel, Goodrich und Matthew. Allerdings geht aus ihren Schriften nicht klar hervor, ob sie die natürliche Auslese allein für ausreichend hielten, um alle evolutiven Erscheinungen zu erklären. Bisher sind die Schriften dieser und anderer zeitgenössischer Makroevolutionisten noch nicht hinreichend analysiert worden, um dies zu entscheiden.

In der Einleitung zu seinem Werk *Tempo and Mode in Evolution* (1944; dt.: *Zeitmaße und Ablaufformen der Evolution*, 1951) sagte Simpson, sein Werk stelle einen Versuch dar, zu einer Synthese zwischen Paläontologie und Genetik zu gelangen. Gewaltig erschwert wurde der Brückenschlag zwischen diesen beiden Gebieten durch die Tatsache, daß die Genetiker sich fast ausschließlich mit Genfrequenzen befaßten und davon ausgingen, nicht-additive Genwirkungen seien bedeutungslos. Denn diese Einschränkung war nur bei der Auslegung einiger makroevolutionärer Fragen (etwa evolutiver Trends) adäquat, bei anderen (etwa dem Ursprung der organischen Vielfalt) jedoch nicht.

Die Synthese von Genetik und Paläontologie erfolgte in zwei Schritten, die in folgenden zwei Fragen zum Ausdruck kommen:

1. Gibt es makroevolutionäre Phänomene, die eindeutig im Widerspruch zu einer genetischen Interpretation der Darwinschen Theorie stehen?
2. Lassen sich alle Gesetze und Prinzipien der Makroevolution einfach durch ein Studium der Genfrequenzen in Populationen ableiten?

Schließlich wurde deutlich, daß man beide Fragen mit nein beantworten mußte.

Die erste Aufgabe der darwinistischen Makroevolutionisten bestand darin, die Behauptung der Anti-Darwinisten zu widerlegen, es gäbe makroevolutionäre Phänomene, die mit der Formel „genetische Variation und natürliche Auslese“ in Konflikt stünden. Diese Aufgabe wurde von Rensch und Simpson mit Erfolg erledigt; sie wiesen beide, wie auch Julian Huxley, nach, daß keine Notwendigkeit besteht, einen mysteriösen autogenetischen Faktor heranzuziehen, um evolutive Trends zu erklären, sondern daß sich Zunahme der Körpergröße, Veränderungen in den Proportionen einzelner Strukturen (etwa der Zähne), die Verkleinerung gewisser Teile (zum Beispiel der seitlichen Zehen bei den Pferden, Augen bei Höhlenbewohnern) und andere langanhaltende Regelmäßigkeiten leicht mit der natürlichen Auslese erklären ließen. Mittlerweile ist darauf hingewiesen worden, daß sowohl genetische als auch funktionale Beschränkungen die Wirksamkeit der natürlichen Auslese bei der Steuerung von Trends verstärken (Reif, 1975).

Mehrere Autoren hatten, sogar zur Zeit von Geoffroy Saint-Hilaire, evolutionäre „Gesetze“ vorgeschlagen. Nun wurde in jedem einzelnen Fall gezeigt, daß das in Frage kommende Gesetz im Sinne der natürlichen Auslese ausgedrückt werden konnte. Dazu

gehört beispielsweise Dollos sogenanntes „Gesetz der Irreversibilität“, welches besagt, daß im Laufe der Evolution verlorengegangene Strukturen niemals wieder in genau gleicher Weise wiedererworben werden können. Dieses Ergebnis ist eine offenkundige Konsequenz der Tatsache, daß sich der Genotyp während der Evolution beständig verändert und daß, wenn eine zuvor verlorengegangene Struktur erneut notwendig wird, diese von einem völlig anderen Genotyp erzeugt werden wird als dem, der das ursprüngliche Organ produziert hatte, und so wird die neue Struktur mit der vorher verlorengegangenen Struktur nicht identisch sein (Gregory, 1936).

Die meisten evolutiven Phänomene beziehen sich auf komplexe Strukturen, Organsysteme, ganze Individuen und Populationen. Am wenigsten geeignet für eine volle Erklärung war die reduktionistische Methode, die alles im Sinne von Genfrequenzen ausdrückte. Der Neo-Darwinismus erforderte keineswegs einen solchen Reduktionismus. Ein großer Teil der Einwände der Anti-Darwinisten wurde gegenstandslos, sobald der reduktionistische Ansatz aufgegeben wurde.

Simpsons besonderes Anliegen waren Evolutionsraten. Er zeigte, daß einige Evolutionslinien sich rasch verändern, andere außerordentlich langsam, während die Mehrheit der Linien eine mittlere Rate aufweist. Außerdem wies er nach, daß eine phyletische Linie im Verlauf der Evolution ihre Rate sowohl beschleunigen als auch verlangsamen kann. Die schnellste Evolutionsrate bezeichnete er als *Quanten-Evolution* (*quantum evolution*) und definierte sie als „die relativ schnelle Verschiebung einer biotischen Population im Ungleichgewicht zu einem Gleichgewicht, das deutlich von einem ancestralen Zustand abweicht“ (1944, S.206). In Simpsons Augen erklärte dies die wohlbekannte Beobachtung, „daß größere Übergänge mit relativ hohen Geschwindigkeiten über kurze Zeitabschnitte und unter speziellen Umständen stattfinden“ (S.207). Aus dem Zusammenhang seiner Erörterung im Jahre 1944 und in seinen späteren Schriften (1949; S.235; 1953, S.350; 1964, S.211) geht deutlich hervor, daß er in erster Linie eine starke Beschleunigung des evolutiven Wandels innerhalb einer phyletischen Linie im Sinn hatte. Sein Denken trug deutlich den Stempel von Sewall Wrights (1931a) Modell einer nicht-adaptiven Phase der genetischen Drift und anschließender natürlicher Auslese. Außerordentlich große Änderungen in Evolutionsraten sind in der Fossiliengeschichte gut dokumentiert. Die Fledermäuse entstanden allem Anschein nach in wenigen Millionen Jahren aus Insektenfressern, haben aber seither in den nachfolgenden 50 Millionen Jahren keine weitere größere strukturelle Modifikation erfahren. Die Umstellung von thecodonten Reptilien zu *Archaeopteryx* erforderte ebenfalls relativ wenige Millionen Jahre, die Klasse der Vögel als Gesamtheit aber hat sich seit dem Auftreten der ersten modernen Vögel vor mehr als 70 Millionen Jahren nicht mehr wesentlich verändert. Solche drastischen Schwankungen in den Evolutionsraten bedeuten keineswegs einen Widerspruch zwischen der Entstehung des Fledermaus- oder Vogelmorphotypus und der Darwinschen Theorie.

Sicherlich lassen sich die Probleme im Zusammenhang mit Evolutionsraten und -trends im Sinne der Formel des Genetikers interpretieren, daß Evolution eine Veränderung in der Genfrequenz ist. Aber für die Mehrheit der anderen Probleme der Makroevolution ist diese Formulierung sinnlos, und das ist einer der Gründe, warum die Genetik einen relativ kleinen Beitrag zur Lösung der Fragen der Makroevolution geleistet hat. Schließlich ist diese ungeeignete Formulierung auch für die erhebliche Verzögerung zwischen der Synthese der Evolutionstheorie und einer angemessenen Behandlung einiger dieser Probleme verantwortlich.

Evolutive Neuheiten

Einer der am häufigsten gegen Darwins Gradualismus vorgebrachten Einwände war, der Gradualismus sei unfähig, die Entstehung von „evolutiven Neuheiten“, d.h. völlig neuen Organen, neuen Strukturen, neuen physiologischen Fähigkeiten und neuen Verhaltensmustern, zu erklären. Wie kann zum Beispiel ein rudimentärer Flügel durch die natürliche Auslese vergrößert werden, bevor er seinem Besitzer die Fähigkeit zu fliegen verleiht? Wie kann ein beginnendes Organ von der Selektion begünstigt werden, solange es nicht voll funktionsfähig ist? Darwin (1859; 1862) gab die Antwort auf diese Frage, indem er darauf hinwies, daß das Schlüsselement bei der Lösung dieses Problems eine Veränderung in der Funktion einer Struktur ist. Seine Lösung war jedoch allgemein unbekannt, bis Dohrn (1875), Severtsov (1931) und Mayr (1960) sie weiterentwickelten.

Während einer solchen Funktionsverschiebung durchläuft eine Struktur immer eine Phase, in der sie gleichzeitig zwei Funktionen ausüben kann, wie die Antennen von *Daphnia*, die gleichzeitig Sinnesorgan und Schwimmruder sind. Diese Dualität der Funktion ist möglich, weil der Genotyp ein höchst komplexes System ist, das immer auch gewisse Aspekte des Phänotyps produziert, die nicht unmittelbar durch die Auslese gefördert werden, sondern einfach „Nebenprodukte“ des von der Selektion begünstigten Genotyps sind. Solche Nebenprodukte stehen dann für den Erwerb von neuen Funktionen zur Verfügung. Sie sind es, die es den vorderen Gliedmaßen (mit einer Flughaut) eines Tetrapoden gestatten, als Flügel zu fungieren, oder der Lunge eines Fisches, als Schwimmblase. Es gibt im Phänotyp jedes Organismus zahlreiche „neutrale Aspekte“, die von der natürlichen Auslese „zugelassen“, d.h. nicht beseitigt werden, die aber auch nicht spezifisch durch sie begünstigt worden sind. Derartige Komponenten des Phänotyps stehen zur Übernahme neuer Funktionen zur Verfügung. Verschiebungen in der Funktion sind auch von Makromolekülen und Verhaltensmustern bekannt, zum Beispiel, wenn bei bestimmten Enten das Gefiederputzen zu einem Teil des Werbeverhaltens wird.

Wie Severtsov gezeigt hat, ist häufig lediglich eine Intensivierung der Funktion nötig, um es einer Struktur zu ermöglichen, eine scheinbar neue Funktion zu übernehmen. Auf diese Weise wird zum Beispiel die vordere Extremität eines laufenden Säugetiers zur Grabschaufel eines Maulwurfs, zum Flügel der Fledermaus oder zu den Flossen eines Wals umgestaltet. Als Ausgangspunkt für die Entwicklung von Augen bedarf es nicht mehr als der Existenz lichtempfindlicher Zellen. Die natürliche Auslese begünstigt dann schon den Erwerb aller nötigen Hilfsmechanismen. Das ist der Grund, warum sich Photorezeptoren oder Augen mehr als vierzig Mal unabhängig voneinander im Tierreich entwickelt haben (Salvini-Plawen und Mayr, 1977). In den meisten Fällen ist keine größere Mutation nötig, um den Erwerb der neuen evolutiven Neuheit in Gang zu setzen; gelegentlich jedoch scheint eine phänotypisch drastische Mutation der erste Schritt zu sein, etwa im Falle der mimetischen Polymorphismen; wenn dieser Schritt aber einmal getan ist, sorgen kleinere modifizierende Mutationen für die „Feineinstellung“ (Turner, 1977). Der entscheidende Faktor bei dem Erwerb der meisten evolutiven Neuheiten ist jedoch eine Umstellung des Verhaltens.

Verhalten und Evolution

Für Lamarck war das Verhalten ein wichtiger evolutiver Mechanismus. Die durch Verhaltensakte ausgelösten physiologischen Prozesse („Gebrauch – Nichtgebrauch“), in Verbindung mit einer Vererbung erworbener Eigenschaften waren für ihn die Ursachen evolutiver Veränderungen. Nachdem die Genetik nachgewiesen hatte, daß dieser Evolutionsmechanismus nicht existierte, verfielen die Mutationisten in das entgegengesetzte Extrem und stellten die These auf, große Mutationen erzeugten neue Strukturen und diese „begeben sich auf die Suche nach einer angemessenen Funktion“. Der moderne Evolutionist lehnt beide Interpretationen ab. Er sieht im Verhalten in der Tat einen wichtigen Schrittmacher des evolutiven Wandels. Doch die ursächliche Kette ist völlig anders, als Lamarck oder die Mutationisten sie sich vorstellten. Die moderne Interpretation besagt, Veränderungen im Verhalten erzeugen neue Auslesekräfte, die die betreffenden Strukturen abändern.

Mayr (1974a) zeigte, daß verschiedene Arten von Verhalten unterschiedliche Rollen in der Evolution spielen. Verhalten, das als Kommunikation dient, etwa Werbeverhalten, muß stereotyp sein, um nicht mißverstanden zu werden. Das genetische Programm, das solches Verhalten steuert, muß „geschlossen“, d. h. gegen Veränderungen während des individuellen Lebenszyklus relativ widerstandsfähig sein. Anderes Verhalten, etwa die Auswahl der Nahrung oder des Biotops, muß einen gewissen Spielraum an Flexibilität besitzen, um die Eingliederung neuer Erfahrungen zu erlauben; solche Verhaltensweisen müssen von einem „offenen“ Programm gesteuert werden. Von Verhaltensänderungen induzierte neue Selektionsdrucke können zu morphologischen Veränderungen führen, die die Besetzung neuer ökologischer Nischen oder adaptiver Zonen erleichtern. Zum Beispiel zeigte Bock (1959), daß die primitiven Spechte, die dazu übergegangen waren, Baumstämme und Äste zu erklettern, im wesentlichen immer noch die ancestrale Fußstruktur besaßen. Die neue Gewohnheit erzeugte jedoch in mehreren Spechtlinien Selektionsdrucke, die verschiedene außerordentliche effiziente Spezialisierungen der Fuß- und Schwanzstrukturen hervorbrachten, die besser an ein leistungsfähiges Klettern angepaßt sind. Viele, wenn nicht die meisten Erwerbungen neuer Strukturen im Laufe der Evolution können Selektionsdrucken zugeschrieben werden, die von neu erworbenen Verhaltensweisen ausgeübt werden (Mayr, 1960). Verhalten spielt somit als Schrittmacher des evolutiven Wandels eine wichtige Rolle. Die meisten adaptiven Radiationen wurden anscheinend von Verhaltensverschiebungen verursacht.

Phylogenetische Forschung

Die Blickrichtung der klassischen phylogenetischen Forschung ging fast nur rückwärts, d. h. galt fast nur der evolutiven Vergangenheit. Man fragte: Welche Struktur hatte der gemeinsame Vorfahr, und wie kann man ihn durch ein Studium der homologen Merkmale seiner Nachkommen rekonstruieren? Die Gültigkeit der Darwinschen Theorie der gemeinsamen Abstammung zu dokumentieren, war das Hauptziel dieser Disziplin. Es ging in erster Linie darum, zu bestimmen, wo auf dem Stammbaum bestimmte isolierte Typen und phyletische Linien anzuordnen waren. Von T. H. Huxley und Gegenbaur bis zu Remane und Romer lag der Schwerpunkt der vergleichenden anatomischen Forschung auf der gemeinsamen Abstammung.

Unzufrieden mit den immer geringeren Erträgen, die dieser Ansatz ergab, begann eine Gruppe jüngerer Evolutionsmorphologen Warumfragen zu stellen. Sie entwickelten eine neue Methodologie, indem sie sozusagen den Baum der Evolution auf den Kopf stellten, d.h. indem sie den gemeinsamen Vorfahren zum Ausgangspunkt ihrer Forschungen machten. Sie fragten: Warum liefen die von einem gemeinsamen Vorfahren ausgehenden Linien auseinander? Welche Faktoren ermöglichten es einigen Nachkommen, neue Nischen und adaptive Zonen zu beziehen? War eine Verhaltensänderung eine entscheidende Komponente bei der adaptiven Umstellung? Den Nachdruck legte dieser neue Ansatz eindeutig auf das Wesen der Auslesekräfte. Severtsov, Böker, Dwight Davis, Bock, von Wahlert und Gans gehörten zu den Pionieren dieser neuen Evolutionsmorphologie. Ihr Ansatz baute eine Brücke zwischen Morphologie und Ökologie; so entstand ein neues Grenzgebiet, das sich noch in den Kinderschuhen befindet und an der Schwelle zu interessanten Entwicklungen steht.

Einige interessantere Resultate dieser Forschungen seien hier genannt. Eins war die endgültige Widerlegung des Begriffs der „harmonischen Entwicklung des Typs“, eines Hauptdogmas der idealistischen Morphologie. Als *Australopithecus* entdeckt worden war, bemerkte zum Beispiel der Anatom Weidenreich mir gegenüber, es könne sich nicht um einen Vorfahren des Menschen handeln; er könne wegen seines „unharmonischen Typs“ (Becken und Gliedmaßen, dem rezenten Menschen ähnlich, Gehirn und Gesicht primitiv) kein Bindeglied zwischen Anthropoiden und Mensch sein.

Tatsächlich war der Begriff der harmonischen Entwicklung des Typs schon viele Male vorher widerlegt worden. Als de Beer (1954) die Struktur des *Archaeopteryx* studierte, des Bindeglieds zwischen Reptilien und Vögeln, machte er auf die Tatsache aufmerksam, daß dieser in gewissen Zügen (Federn und Flügeln) bereits den späteren Vögeln sehr ähnlich war, während er hinsichtlich anderer (Zähne und Schwanz) noch ein Reptil war. Er bezeichnete diesen Typ ungleicher Evolutionsraten als *Mosaikevolution*. Selbst damals war dies keine neue Entdeckung. Das gleiche Prinzip war ausführlich von Abel (1924, S. 21) behandelt worden, der es wiederum von Dollo (1893) hatte, welcher selbst stark von Lamarck (1809, S. 58) beeinflusst war: „In der Tat befinden sich die Organe, die wenig Bedeutung haben oder für das Leben nicht unbedingt notwendig sind, nicht immer auf derselben Stufe der Perfektion oder Degeneration; so daß wir, wenn wir alle Arten einer Klasse verfolgen, feststellen, daß ein Organ irgendeiner Art seine höchste Vervollkommnung erreicht, wohingegen ein anderes Organ, das in derselben Art ziemlich unentwickelt oder unvollkommen ist, in einer anderen Art einen hohen Zustand der Perfektion erreicht“. Wir legen das heute ganz anders aus als Lamarck, seine Beobachtung höchst ungleicher Evolutionsraten verschiedener Strukturen und Organsysteme war aber richtig.

Schlüsselmerkmale

Am interessantesten an der ungleichen Evolution des Typs ist, daß häufig ein spezieller Zug, ein *Schlüsselmerkmal*, bei der neuen Abzweigung eine Rolle spielt. Im Falle der Evolution von Vögeln aus Reptilien war es die Entwicklung der Feder, die fast mit Sicherheit dem Flug vorausging; im Fall der Evolution der auf dem Festland lebenden Reptilien aus den sich im Wasser fortpflanzenden Amphibien war es die innere Befruchtung. Die Suche nach dem Schlüsselmerkmal ist eine wichtige Aufgabe des Studiums

der Entwicklung höherer Taxa. Bei der Evolution des Menschen zum Beispiel, d. h. beim Übergang vom Stadium des arborealen Anthropoiden zum *Homo sapiens*, war eine Reihe von Schlüsselmerkmalen im Spiel: Aufrechte Haltung, eine geschickte, zur Manipulation fähige Hand, Werkzeugherstellung, das Jagen großer Huftiere sowie ein auf Sprache basierendes Kommunikationssystem werden als aufeinanderfolgende Schlüsselmerkmale vorgeschlagen.

Die Anatomen der idealistischen morphologischen Schule betonten stets das konservative Wesen des Typus. Es ist in der Tat etwas außerordentlich Konservatives an dem Gesamtkomplex von Merkmalen, die zusammen den Wirbeltiertyp, den Säugetiertyp oder den Vogeltyp ausmachen. Man weiß heute, daß ein großer Teil der Evolution praktisch auf das Schlüsselmerkmal und ein paar andere mit ihm korrelierte Merkmale beschränkt ist. Abgesehen von den Fluganpassungen (einschließlich jener, die die Sinnesorgane betreffen) hat eine Fledermaus in ihrer ganzen Struktur immer noch viel von einem Insektenfresser. Sogar ein Wal hat, mit Ausnahme seiner Anpassungen für das Leben im Ozean, immer noch sehr viel von einem Säugetier. Es gibt kaum ein Säugetiermerkmal, das sich nicht direkt bis zu den Reptilien zurückverfolgen läßt. Die „Einheit des Typs“ hat eindeutig eine genetische Basis, wobei die Wechselwirkung von Genen und Regulatorgenen als ein konservatives, wenn nicht fast träges Element fungiert.

„Grades“

Eines der bezeichnendsten Merkmale der Makroevolution ist die relativ hohe Geschwindigkeit, mit der Umstellungen in neue adaptive Zonen stattfinden, etwa die von Insektivoren zu Fledermäusen und von Reptilien zu Vögeln. Wenn eine phyletische Linie eine neue adaptive Zone bezieht, zum Beispiel als die Vögel den Flugraum für sich erschlossen, macht sie zuerst einen sehr raschen morphologischen Umbau durch, bis sie eine neue Anpassungsebene erreicht hat. Nachdem sie diese Stufe, *grade*, einmal erreicht hat, kann sie sich in kleinere Nischen aller Art ausbreiten, ohne daß größere Modifikationen ihrer Grundstruktur eintreten. Beispielsweise sind sich alle Vögel anatomisch bemerkenswert ähnlich, sie sind lediglich Variationen eines Themas. Die Bedeutung des Phänomens der Entwicklungsstufen ist seit langem bekannt (siehe Bather, 1927) und wurde von Huxley (1958) erneut betont.

Die klare Erkenntnis, daß es, wie besonders Simpson (1953) hervorgehoben hat, höchst ungleiche Evolutionsraten gibt, die mit Perioden beträchtlicher Stabilität abwechseln, wie durch den Ausdruck *grade* angedeutet wird, ist sowohl für die Klassifikationstheorie (siehe Kapitel 5) als auch für eine Auslegung des Verhältnisses zwischen Evolution und Ökologie wichtig.

Die evolutive Morphologie der Tiere befindet sich noch in den Kinderschuhen. Ihre größte Leistung bisher ist vielleicht, daß sie eine beachtenswerte begriffliche Klärung erreicht hat. Dazu gehört die eindeutige Unterscheidung zwischen dem Funktionieren einer Struktur und der biologischen Rolle dieser Struktur im Verhältnis zur Umwelt des Organismus. Das Konzept der Präadaptation ist in dem Sinne neu definiert worden, daß es nunmehr das Potential eines Merkmals andeutet, neue Funktionen und neue biologische Rollen zu übernehmen. Bock (1959) entwickelte das Konzept multipler Bahnen und Mayr (1960) klärte das Konzept multipler Funktionen. Das neue Denken betont die biologische Bedeutung der strukturellen, physiologischen und verhaltensmäßigen

Merkmale von Organismen und die Bahnen, über die die Auslesekräfte solche Merkmale allmählich modifizieren können [12]. Darwin wäre über das endgültige Ergebnis all dieser Forschungen aufs höchste erfreut gewesen: Selbst die drastischsten strukturellen Umbauten gehen graduell vor, insbesondere wenn Populationen (einschließlich Gründerpopulationen) in neue Biotope eindringen und sich neue Nischen schaffen.

Trotz der energischen Anstrengungen der Botaniker bleibt die Rekonstruktion der Pflanzenphylogenese hinter der der Tiere zurück, wofür in erster Linie zwei Gründe verantwortlich sind.

1. Die Fossilienurkunden der meisten Pflanzengruppen sind unendlich spärlicher als die der Tiere, insbesondere, da Funde des diagnostisch wichtigen Fortpflanzungssystems der Pflanzen viel rarer sind als die des vegetativen Systems.
2. Die Unterschiede in der inneren Anatomie (Gefäßstruktur) der Blütenpflanzenordnungen sind weitaus kleiner als die Unterschiede in der Anatomie der 24 Tierstämme.

Dennoch beginnt das Studium fossiler Pollen und verschiedener chemischer Pflanzenkomponenten und pflanzlicher Makromoleküle völlig neue Dimensionen des Verständnisses zu eröffnen. Aufgrund der Schwierigkeiten, mit denen die Pflanzenmorphologen zu kämpfen hatten, ist es erst in den letzten zehn oder zwanzig Jahren möglich gewesen, die gleiche Art kausaler Pflanzenstudien vorzunehmen, wie sie die Evolutionsmorphologen durchgeführt haben, die sich mit dem Tierreich befaßten. Die wegweisende Leistung dieser neuen kausalen Morphologie ist Stebbins' (1974) Studium der Evolution der Blütenpflanzen. Mit der Frage: Welcher Art sind die ökologischen Bedingungen und Umweltveränderungen, die mit größter Wahrscheinlichkeit die beobachteten morphologischen Unterschiede entstehen ließen? untersucht er die adaptive Bedeutung jeder Struktur. Diese Betonung der adaptiven Bedeutung von Merkmalen hebt sich radikal von dem Ansatz der traditionellen Taxonomen ab, die nur an Hinweisen auf die gemeinsame Abstammung interessiert waren. Natürlich kann die gleiche adaptive Struktur durch Konvergenz wiederholt in nicht verwandten Linien erworben werden; diese Tatsache bereitet dem Klassifizierer Mühe, ist aber für den Erforscher evolutionärer Ursachen eine wertvolle Informationsquelle. Einen weiteren Wendepunkt in der evolutionären Pflanzenmorphologie stellen die Arbeiten von Carlquist über konvergente Anpassungen (etwa Holzigkeit) von Inselpflanzen (1965) und über ökologische Strategien der Xylemevolution (1975) dar.

Ein noch neueres Grenzgebiet ist das Studium der Evolution von Mikroorganismen. Hier schreitet man an zwei Fronten voran: einmal mit dem Studium von Mikrofossilien, das von Barghoorn, Cloud und Schopf begründet wurde, und zum andern mit der vergleichenden Erforschung der Makromoleküle und Stoffwechselbahnen von Fungi, Protisten und Prokaryonten. Leider verbietet der Mangel an Raum schon das bloße Aufzählen der Unmenge der durch diese Forschungen aufgeworfenen erregenden Fragen.

Der Ursprung der makroevolutiven Vielfalt

Einen Aspekt der Makroevolution gibt es, der in den hundert Jahren nach Darwin in außerordentlichem Maße vernachlässigt worden ist, nämlich den Ursprung höherer Taxa oder, um es mit anderen Worten zu sagen, die Entstehung der makroevolutiven Vielgestaltigkeit. Sogar während und nach der Synthese der Evolutionstheorie wurde dieses

Problem von den Paläontologen unbeachtet gelassen, die vielleicht die adaptive Radiation diskutierten, jedoch ganz und gar nicht mit dem Problem zu Rande kamen, wie die Taxa entstanden seien, die sich in die verschiedenen Nischen und adaptiven Zonen hinein ausbreiteten. Für diese Vernachlässigung gab es eine Reihe von (bisher noch von niemand analysierten) Gründen, von denen ich gern zwei herausgreifen möchte.

Der erste Grund war natürlich das essentialistische Denken, das unter den Morphologen allgemein verbreitet war, in den Schulen der idealistischen Morphologie aber am stärksten zutage trat. Diese Anatomen waren außerordentlich beeindruckt von der konservativen Natur der Gesamtheit der Merkmale, die einen morphologischen Typ oder Archetyp ausmachen, sei es nun den der Säugetiere, Wirbeltiere oder Arthropoden. Wenn sich ein solcher Typ einmal entwickelt hatte, war er, wie Schindewolf (1969) und andere Paläontologen richtig betonten, gegen größere Umstrukturierungen praktisch immun. Außerdem fand man nur selten Zwischenstufen zwischen zwei Typen, rezenter als auch fossiler, gewöhnlich fehlten diese ganz. Mit dem Genfrequenz-Ansatz der Populationsgenetik war es unmöglich, eine Lösung für dieses Ursprungsproblem zu finden.

Der zweite Grund für das Stagnieren der Forschung über den Ursprung neuer Typen lag darin: die Paläontologen konzentrierten sich auf direkte phyletische Evolution, d. h. auf die „vertikale“ Komponente der Evolution. Alle führenden Paläontologen vor der Synthese der Evolutionstheorie, Cope, Marsh, Dollo, Abel, Osborn und Matthew, beschäftigten sich in erster Linie mit Evolutionsgesetzen, Evolutionstrends und mit der Evolution der Anpassung. All dies würde eine bessere Anpassung zur Folge haben, nicht aber größere Vielfalt. Wie die neue Vielfalt entstand, wurde entweder mit essentialistischen Saltationen erklärt oder gar nicht erwähnt. Das traf sogar auf Simpson (1944; 1953) zu, dessen evolutive (d. h. vertikale) Artdefinition es ihm schwer machte, das Problem der Verzweigung von Stammeslinien zu analysieren.

Kurioserweise hatte die Antwort bereits seit der synthetischen Theorie der Evolution vorgelegen (Mayr, 1942; 1954), war aber der Aufmerksamkeit der Paläontologen entgangen, bis Eldredge und Gould (1972) sie in ihrem Modell der sogenannten „unterbrochenen Gleichgewichte“ (*punctuated equilibria*) benutzten. Sie bemerkten: Wenn man die geologischen Urkunden betrachtet, so stellt man fest, daß die meisten Fossilien weitverbreiteten, individuenreichen Arten angehören, die in der Zeitdimension wenig Veränderung erfahren, bis sie aussterben. Ein bestimmter Teil von Stammeslinien macht einen Prozeß vertikaler phyletischer Evolution durch (Gingerich, 1976), in dessen Verlauf die Arten einer Zeitstufe zu Unterarten oder Arten auf der nächsten Zeitstufe evolvieren. Weitaus häufiger werden die bestehenden Arten ergänzt – oder die ausgestorbenen Arten werden ersetzt – durch neue Arten, die plötzlich im Fossilmaterial auftauchen. In der klassischen Literatur wurde dieses plötzliche Auftreten neuer Arten gewöhnlich plötzlichen Saltationen zugeschrieben. Eldredge und Gould jedoch übernahmen Mayrs Vorstellung (1954), daß solche neuen Arten in einem Isolat (peripher oder nicht) entstanden waren und sich, wenn sie erfolgreich waren, in alle Richtungen ausbreiten konnten. Diese Vorstellung der „Einführung neuer Arten“ (wie Lyell es 150 Jahre früher genannt hatte) stimmt mit den Fossilienfunden ausgezeichnet überein (Boucot, 1978; Stanley, 1979). Daß eine solche Entstehung neuer Typen keine reine Spekulation ist, wird dadurch belegt, daß in der rezenten Fauna tatsächlich neue, wenn auch weniger wichtige Typen in peripheren Isolaten entstehen.

In einer Beziehung weichen Gould und Eldredge grundlegend von Mayr ab. Sie bestehen darauf, unterbrochene Gleichgewichte würden von Diskontinuitäten solcher

Größe erzeugt, daß sie Goldschmidts „hopeful monsters“ entsprächen. „Die Makroevolution erfolgt über den seltenen Erfolg dieser ‚hopeful monsters‘, nicht über kontinuierliche geringe Veränderungen innerhalb der Populationen“ (Gould, 1977, S.30). Was Goldschmidt postuliert hatte, und Gould scheint sich dem anzuschließen, ist die Erzeugung neuer Arten oder höherer Taxa durch einen einzigen Schritt eines einzigen Individuums. Mayr dagegen sieht die Evolution in Gründerpopulationen als einen auf der Populationsebene stattfindenden Prozeß, der an der menschlichen Zeitskala gemessen allmähliche Evolution ist (Bock, 1979). Er ist nur dann scheinbar saltationistisch, wenn man ihn an der geologischen Zeitskala mißt. Sicherlich spielen Regulatorgene bei diesen Veränderungen eine Rolle oder sind weitgehend für sie verantwortlich, aber dies macht keine Saltationen erforderlich.

Entscheidend ist die Tatsache, daß im Verlauf einer genetischen Revolution in der Gründerpopulation vorherige epistatische und regulierende Systeme zerbrochen werden und neuen Systemen Platz machen. Dadurch wird der Erwerb neuer Anpassungen in hohem Maße erleichtert und beschleunigt. Natürlich werden diese Anpassungen nicht durch einen einzigen Schritt erworben, und die Auslese zum Zweck ihrer Verbesserung geht weiter. Sie kann durch die Abzweigung von erneuten Gründerpopulationen sogar noch beschleunigt werden. Es ist unbekannt, und wechselt vermutlich von Fall zu Fall, ob eine derartige evolutive Verschiebung einiger weniger, vieler, hunderter oder tausender von Generationen bedarf; gewiß aber ist sie um mehrere Größenordnungen schneller als die traditionelle phyletische Evolution, die in der paläontologischen Literatur als etwas beschrieben ist, was Millionen von Jahren dauert. Trotzdem ist Evolution durch Veränderungen in Gründerpopulationen keine Saltation, sondern ein allmählicher Evolutionsprozeß. Der wichtigste Ausgangspunkt bei der neuen Denkweise ist, daß man die Evolution als ein Populationsphänomen behandelt.

In ein paar Fällen bestehen heute glückliche Konstellationen von Geographie und ökologischen Möglichkeiten, die uns in die Lage versetzen, die allmähliche, schrittweise Entstehung solcher makroevolutionärer Ursprünge zu demonstrieren. Der Hawaii-Archipel, dessen kettenförmig aneinandergereihte Inseln von Westen (Kauai) nach Osten (Hawaii) kolonisiert wurden, liefert eine anschauliche Illustration solcher fast gradueller evolutionärer Schritte. Dies ist von Bock (1970) für Arten und Gattungen von Kleidervögeln (Drepanididae) und von Carson und Kaneshiro (1976) für *Drosophila* gezeigt worden.

Das fortwährende Entstehen neuer Arten durch den geographischen Speziationsprozeß (Stanley, 1979) wird möglich, weil gleichzeitig stetig Arten durch Aussterben verloren gehen. Aussterben ist also, wie Lyell bereits erkannt hatte, das Gegenstück zur Artbildung und ein Problem, das insbesondere für den Ökologen besonders wichtig ist.

Aussterben

Wenn man beobachtet, mit welcher außerordentlichen Genauigkeit eine mimetische Art sogar relativ nebensächliche Merkmale seines Modells kopiert, so gewinnt man die Überzeugung, daß für die Auslese nichts unmöglich ist. Dem widerspricht jedoch die Häufigkeit des Aussterbens in der Natur. Warum war damals, als solche außerordentlich erfolgreichen Tierordnungen und Stämme wie die Trilobiten, die Ammoniten und die Dinosaurier ausstarben, die natürliche Auslese nicht in der Lage, auch nur eine einzige

Art dieser großen Taxa derart zu rekonstruieren, daß sie überleben konnte? Tatsächlich hatten die Ammoniten bereits mindestens vier frühere Perioden des Massenaussterbens durchgemacht, bei denen in jedem Fall eine einzige Linie überlebte und den Ausgangspunkt für eine neue adaptive Radiation bildete. Doch beim letzten dieser „Zusammenbrüche“ besaß nicht eine einzige Art die richtige Genkonstellation, um mit der Umwelt-herausforderung, der sie sich gegenüber sah, was auch immer es war, erfolgreich fertig werden zu können.

Das Aussterben ist, wie zunehmend deutlicher wird, ein höchst komplexes Problem. Die Dinosaurier starben erst aus, als die letzte von Hunderten von Dinosaurierarten ausgestorben war. Die Frage lautet also: Warum war dieses ganze höhere Taxon nicht fähig zu überleben? Ein Blick auf die Geschichte der Stämme und Ordnungen im Pflanzen- und Tierreich zeigt, daß sie in ihrer Disposition zum Aussterben mächtig verschieden sind. In der Tat kann man, wie van Valen (1973) gezeigt hat, definitive Regelmäßigkeiten im Aussterbemuster aufstellen. Meine eigene Überzeugung geht dahin, daß das Aussterben irgendwie mit der Kohäsion des Genotyps zusammenhängt. Gewiß dürfte die Mutationsrate bei den verschiedenen Arten von Lebewesen annähernd dieselbe sein; doch haben einige von ihnen einen Genotypus, der so gut integriert und daher so inflexibel geworden ist, daß er nicht mehr die Abweichungen von der herkömmlichen Norm produzieren kann, die eine größere Umstellung in der Ressourcenausnutzung oder eine Antwort auf die Herausforderung durch einen Konkurrenten oder ein Pathogen erlauben würden. Bis wir mehr über die Struktur des Eukaryonta-Genotyps und sein Regulationssystem wissen, sind dies natürlich nur Worte.

Die Vielfalt einer Fauna oder Flora hängt von dem Gleichgewicht zwischen Artbildung und Aussterben ab. Unsere sehr viel größeren Kenntnisse über fossile Biota haben es in den jüngsten Jahren möglich gemacht, die Artenvielfalt durch geologische Zeiten zurückzuverfolgen. Wie die Analysen zeigen, gibt es Perioden, in denen die Vielfalt exponentiell anwächst (etwa das frühe Kambrium und das Ordovizium), andere, in denen ein gleichbleibendes Gleichgewicht herrscht und die Vielfalt Millionen, wenn nicht sogar Hunderte von Millionen Jahren lang ungefähr dieselbe bleibt, ferner Perioden des massiven Aussterbens (Sepkoski, 1979). Vielleicht am interessantesten ist die außerordentliche Stabilität gewisser ökologischer Gemeinschaften. Statt einer allmählichen Anreicherung solcher Faunen blieb die Artenvielfalt ganze geologische Zeitalter hindurch die gleiche, und der Umsatz beschränkte sich weitgehend auf ein 1:1 Substituieren ausgestorbener durch neu kolonisierende Arten. Die „Artexplosionen“ im Ordovizium sind vielleicht auf eine Verdrängung der Generalisten durch Spezialisten zurückzuführen; Veränderungen in nicht so weit zurückliegender Zeit, insbesondere in den Ozeanen, sind vermutlich durch Plattenbewegungen, die Ausdehnung seichter Schelfmeere sowie klimatische Ereignisse (einschließlich Eiszeiten) bedingt gewesen. Die bahnbrechenden jüngeren Forschungen stellen nur einen Anfang dar.

Es hat eine Reihe von Zeitaltern des Massenaussterbens gegeben, etwa am Ende des Perm und dann wieder am Ende der Kreidezeit. In der Tat hat man gerade diese Massenauslösungen herangezogen, um das Ende des Paläozoikum bzw. des Mesozoikum zu definieren. Zahlreiche Thesen sind vorgeschlagen worden, die die Ursachen für das Aussterben außerhalb der Erde suchen, etwa, daß die Erde eine Wolke kosmischen Staubes durchquert hat. Andere erklärten es mit drastischen Klimaveränderungen, die ihrerseits wieder von der Plattentektonik hervorgerufen worden seien. Die Entdeckung, daß an der Grenzlinie zwischen Kreidezeit und Tertiär stark Iridium-angereicherte Ab-

lagerungen zu finden sind, hat Álvarez und Kollegen (1980) zu der Hypothese veranlaßt, die Erde sei von einem Asteroiden getroffen worden, wobei die dabei aufgewirbelte Staubwolke mehrere Jahre lang das Sonnenlicht ferngehalten habe. So ansprechend diese Theorie auf den ersten Blick ist, wirft sie doch zahlreiche Fragen auf, deren Beantwortung nicht leicht fällt, z. B.: Wie erklärt man dann das Überleben von Säugetieren, Vögeln, Blütenpflanzen oder vieler Reptiliengruppen usw. Es ist deutlich, daß das Studium des Aussterbens weit offenes Grenzland bleibt.

Die Evolution des Menschen

Kein anderer Gedanke war der viktorianischen Mentalität mehr zuwider als der, daß der Mensch von Affen abstammen könne. Selbst wenn die Evolution für alle anderen Organismen nachgewiesen werden konnte, so mußte doch gewiß der Mensch mit all seinen einzigartigen menschlichen Merkmalen aus einem besonderen Schöpfungsakt hervorgegangen sein. Sogar A. R. Wallace weigerte sich, sehr zur Verzweiflung Darwins, der natürlichen Auslese das Verdienst der Evolution des Menschen zuzugestehen. Tatsächlich ist der Mensch, wie die Anatomen sehr wohl wußten, in seiner Morphologie den Menschenaffen bemerkenswert ähnlich. Aus diesem Grund hatte Linnaeus ohne zu zögern, den Menschen zu den Primaten gezählt. Im Abstand von wenigen Jahren nach Erscheinen von *Origin of Species* brachten Haeckel in Deutschland (1866; 1868) und T. H. Huxley in England (1863) Werke heraus, in denen sie postulierten, der Mensch stamme von Affen ab. Selbst Lyell (1863) gab schließlich wenigstens das hohe Alter des Menschen zu. Darwins wichtiges Werk *The Descent of Man* erschien 1871, in ihm diskutiert er die Probleme der Evolution des Menschen mit beträchtlicher Ausführlichkeit.

In der Zwischenzeit (eigentlich schon vor dem Erscheinen von *Origin of Species*) waren die ersten fossilen Hominiden gefunden worden, vor allem der Neanderthaler (1856). Haeckel ging mit seiner romantischen Phantasie sogar so weit, das „missing link“, das fehlende Bindeglied zwischen Mensch und Affe zu rekonstruieren, und nannte es *Pithecanthropus*. Die Suche nach diesem fehlenden Bindeglied war unerwartet bald von Erfolg gekrönt, als der holländische Armeearzt und Amateuranthropologe E. Dubois 1891 in Java den Schädel von *Pithecanthropus erectus* fand, den man heute unter *Homo* einstuft. Die Zahl neuer Hominidenfunde hat seit jener Zeit ständig zugenommen; der wichtigste war das Taung-Kind (*Australopithecus africanus*), das der südafrikanische Anatom Dart im Jahre 1924 beschrieb. Zahlreiche weitere Funde von Australopithecinen durch Broom, die Leakeys und andere setzen uns in die Lage, diese bemerkenswerte Kreatur zu rekonstruieren. Hinsichtlich Becken und hinteren Extremitäten unterscheidet sie sich kaum vom heutigen Menschen, hinsichtlich Gebiß und Gesicht liegt sie halbwegs zwischen Affe und Mensch, und in bezug auf das Gehirn (etwa 450 ccm verglichen mit 1500 ccm des modernen Menschen) befindet sie sich immer noch im wesentlichen auf dem Affenniveau.

Zusätzliche Funde in Südostasien, Äthiopien, Kenia und Tansania erlauben heutzutage die Rekonstruktion einer fast ununterbrochenen Linie von dem ältesten *Australopithecus* (*afarensis*) über *A. africanus*, *Homo habilis*, *H. erectus* bis hin zu *Homo sapiens*. Chronologische wie auch morphologische Überlegungen legen den Gedanken nahe, daß *A. africanus* eine polytypische Art war, aus deren isolierten Populationen (als Seitenlinien) der kräftige *Australopithecus robustus* und auch *Homo habilis* hervorgingen. Es

ist höchst unwahrscheinlich, daß wir jemals genügend Fossilien finden werden, um eindeutig entscheiden zu können, wo die Isolate lagen, in denen sich diese Arten entwickelten oder was der Grund für ihre Divergenz von *A. africanus* war. *A. robustus*, der zur gleichen Zeit wie *Homo habilis* existierte, starb vor mehr als einer Million Jahren aus. Obgleich sich *Australopithecus* heute bis auf eine Zeit von vor beinahe 4 Millionen Jahren zurückverfolgen läßt, ist es immer noch umstritten, wie viele Millionen Jahre vor jener Zeit diese Hominidenlinie von der Linie abzweigte, die zu den afrikanischen Menschenaffen, den Schimpansen und Gorillas führt. Es scheint zunehmend wahrscheinlicher, daß eine Umstellung von einem affenähnlichen Vorfahren zum Hominidenzustand sehr rasch und vielleicht vor relativ kurzer Zeit, etwa vor nur 5 bis 7 Millionen Jahren erfolgte. Nur weitere Fossilienfunde können uns hier Gewißheit verschaffen.

Aufs höchste erstaunlich ist die außerordentliche Ähnlichkeit zwischen dem Menschen und den großen afrikanischen Menschenaffen in bezug auf molekulare Merkmale und Chromosomenstruktur. Hier haben wir es mit einem eindeutigen Fall von Mosaik-evolution zu tun, wobei einige Segmente des Genotyps (die zugrundeliegenden Makromoleküle) konservativ geblieben sind, während andere Segmente (jene, die die allgemeine Anatomie und insbesondere das Zentralnervensystem steuern) sich überaus rasch entwickelt haben. Die entscheidende Tatsache aber, daß die Hominidenlinie von der zu den afrikanischen Menschenaffen führenden Linie abzweigte, wird heute nicht mehr in Zweifel gezogen.

Weit wichtiger als die Ungewißheiten der Chronologie ist unser zunehmend größeres Verständnis der Schritte, die vom anthropoiden zum menschlichen Zustand führten. Daß unsere Vorfahren, als sie von den Bäumen herabkamen, eine aufrechte Haltung annahmen, war allem Anschein nach der erste und vielleicht der entscheidende Schritt. Er befreite die vorderen Gliedmaßen für die Funktion des Manipulierens; dies wieder erlaubte es ihm, Gegenstände zu tragen, in weitaus stärkerem Maße als Menschenaffen Werkzeuge zu benutzen, und schließlich Werkzeug herzustellen. Das Jagen von Großwild und die Entwicklung einer echten Sprache waren anscheinend weitere wichtige Schritte in der Evolution des Menschen. Wenn man als charakteristische Merkmale des Menschen Kriterien wie Bewußtsein oder Besitz von Geist und Intelligenz angibt, so hilft uns das nicht sehr viel weiter, da gute Beweise dafür vorliegen, daß sich der Mensch hinsichtlich dieser Merkmale lediglich quantitativ von den Menschenaffen und vielen anderen Tieren (selbst dem Hund!) unterscheidet. Mehr als alles andere ist es die Sprache, die die Weitergabe von Information von einer Generation zur anderen erlaubt, und damit die Entwicklung einer nicht-materiellen Kultur ermöglicht. Die Sprache ist das bezeichnendste Merkmal des Menschen. Häufig hört man, die Kultur sei das hervorragendste Merkmal des Menschen. Tatsächlich ist dies in sehr hohem Maße eine Frage der Definition. Wenn man Kultur als das definiert, was (durch Vorbild und Lernen) von den älteren Individuen an die jüngeren weitergegeben wird, dann ist Kultur schon unter Tieren sehr weit verbreitet (Bonner, 1980). So gibt es sogar bei der Evolution der Kultur keine scharfe Trennung zwischen Tier und Mensch. Zwar ist die Kultur beim Menschen wichtiger, vermutlich sogar um mehrere Größenordnungen; die Fähigkeit zur Kultur aber ist nicht einzig und allein dem Menschen vorbehalten, sondern sie ist vielmehr ein Produkt allmählicher Evolution.

Eine der überraschendsten Entdeckungen der anthropologischen Forschung war die Geschwindigkeit, mit der die Evolution von *Homo* vor sich ging. Selbst wenn man ein Zugeständnis für die gleichzeitige Zunahme der Körpergröße macht, war das Wachstum

des Hominidengehirns von 450 ccm auf 1600 ccm bemerkenswert schnell. Vielleicht ebenso beachtlich ist, daß, sobald vor mehr als 100 000 Jahren das Stadium des *Homo sapiens* einmal erreicht war, kein weiterer nennenswerter Zuwachs in der Gehirngröße mehr stattfand. Aus welchem Grunde die Auslese dem primitiven Menschen zu einem solch perfekten Gehirn verholfen haben sollte, daß es 100 000 Jahre später die Leistungen eines Descartes, Darwin oder Kant oder die Erfindung des Elektronengehirns und die Reisen zum Mond oder die literarischen Schöpfungen eines Shakespeare oder Goethe erlauben sollte, ist schwer zu verstehen. Andererseits aber wird der Mensch dem Menschen immer ein Rätsel bleiben.

Eugenik

Die Erkenntnis, daß die natürliche Auslese, und allein die natürliche Auslese, den Menschen von der Stufe des Menschenaffen zu der des Menschen angehoben hatte, brachte kurz nach Darwins Tod Galton auf den Gedanken, man könne das Prinzip der Auslese dazu verwenden, um eine biologische Verbesserung des Menschen zu erzielen. Dieser utopische Plan, den er mit dem Namen *Eugenik* bezeichnete, fand zunächst viele Anhänger. In der Tat stimmte ihm eine große Zahl von Genetikern und Biologen bei, daß es ein edler Gedanke sei, die Menschheit zu verbessern, indem man die Fortpflanzung der „besten“ Glieder der Spezies Mensch erleichterte und die Reproduktion von Individuen verhinderte, die genetische Krankheiten besäßen oder ansonsten minderwertig seien. Eigentlich ist zwischen zwei Arten von Eugenik zu unterscheiden. Die negative Eugenik bemüht sich, die Zahl schädlicher Gene in einer Population zu reduzieren, indem sie die Reproduktion von Trägern dominanter Gene verhindert und die Fortpflanzungsrate heterozygoter Träger rezessiver Gene (wo solche Heterozygoten diagnostiziert werden können) senkt. Ziel der positiven Eugenik ist es, die Fortpflanzungskapazität „überlegener“ Individuen zu steigern (Haller, 1963; Osborn, 1968). Wenn man die Schriften dieser frühen Anhänger der Eugenik liest, so ist man von ihrem Idealismus und ihrer Menschlichkeit beeindruckt. Für sie war die Eugenik ein Mittel, mit dem man noch größere Verbesserungen als mit Erziehung und einer Anhebung des Lebensstandards erzielen konnte. Zunächst war kein politisches Vorurteil mit der Eugenik verbunden, und die Unterstützung dieses Gedankens kam aus allen Meinungsquadranten, von der extremen Linken bis zur extremen Rechten. Doch das dauerte nicht lange. Binnen kurzem wurde die Eugenik zu einem Werkzeug von Rassisten und Reaktionären. Statt streng auf das Populationsdenken angewandt zu werden, wurde sie typologisch interpretiert, und bald wurden ganze Menschenrassen ohne das geringste Anzeichen eines Beweises als überlegen oder minderwertig abgestempelt. Im Endergebnis führte sie zu den Schrecken von Hitlers Holocaust.

Die Folge ist, daß es seit 1933 fast unmöglich geworden ist, das Thema Eugenik objektiv zu erörtern. Dies entkräftet jedoch nicht die Tatsache, daß der Mensch sein Menschsein auf dem Weg der natürlichen Auslese erreicht hat, und es ist ebenso wahr, daß wir keine andere Methode zur Verbesserung des menschlichen Genotyps haben als die Selektion. Nichtsdestoweniger ist es zumindest gegenwärtig aus einer Reihe von Gründen unmöglich, die künstliche Auslese auf den Menschen anzuwenden. Der erste Grund ist, daß wir überhaupt keine Vorstellung davon haben, in welchem Ausmaß nichtphysische menschliche Merkmale eine genetische Grundlage haben. Zweitens ge-

deiht die menschliche Gesellschaft gerade aufgrund der Vielfalt der Talente und Fähigkeiten ihrer Glieder; selbst wenn wir die Fähigkeit hätten, die Auslese zu steuern, so hätten wir keine Ahnung, welche spezielle Mischung von Talenten wir anstreben sollten. Als letztes ist der Gedanke, daß die Menschen genetisch verschieden sind, für die Mehrheit der westlichen Menschen inakzeptabel, selbst dann, wenn er wissenschaftlich besser fundiert wäre, als er dies heute ist. Es besteht ein unüberwindlicher ideologischer Gegensatz zwischen den Begriffen Gleichheit und Eugenik. Wir müssen uns daran erinnern, daß die Prinzipien der Verfassungen der westlichen Länder auf den Schriften der führenden Geister der Aufklärung beruhen, deren Ideale großartig, deren Kenntnisse der Biologie aber, gelinde gesagt, fehlerhaft waren. Vor vielen Jahren sagte Bateson ganz richtig: „Nicht einmal die Schriften der Kirchenväter enthalten Vorstellungen, die weiter von der physiologischen Wahrheit entfernt sind als jene, die die Rationalisten der ‚Enzyklopädie‘ zur Grundlage ihrer Gesellschaftssysteme gemacht haben.“ (1914, S. 7). Gegenwärtig ist die Eugenik eine überlebte Frage und wird das solange bleiben, bis sich das Populationsdenken weiter durchgesetzt hat und bis unsere Kenntnisse über die genetische Komponente der menschlichen Merkmale sehr viel größer sind [13].

Wenn wir fragen, welches der charakteristischste Aspekt der gegenwärtigen Evolutionsforschung ist, würden wir *Wechselwirkungen* nennen müssen. In der reduktionistischen Phase galt die Aufmerksamkeit der Wirkung und Fitneß einzelner Gene, heutzutage richtet sie sich immer mehr auf die Wechselwirkung von Genen, die Regulationsmechanismen und den Genotyp als aktives System. Untersuchungen der Fitneß des isolierten Individuums werden ergänzt durch Studien über Verwandtschaftsauslese, umfassende Fitneß, wechselseitigen Altruismus, Eltern-Nachwuchs-Beziehungen und so weiter. Das Studium der Evolution von Pflanzen und Tieren wird durch das ihrer Koevolution bereichert (Ehrlich und Raven, 1965). Die Evolution der Pflanzenfresser läßt sich nicht anders verstehen als als Reaktion auf die Evolution ihrer Nahrungspflanzen. Man hat dies schon lange gewußt: oft ist der Übergang im Tertiär von Blätter- auf Grasnahrung bei Equiden und anderen Säugetern der gemäßigten Zonen und der Einfluß dieser Umstellung auf ihre Evolution zitiert worden. Der größte Teil der Insektenevolution seit der Kreidezeit ist eng mit der Evolution der Blütenpflanzen verbunden. Studien über die Evolution sozialer Systeme und Ökosysteme legen besonderes Gewicht auf die Bedeutung von Wechselwirkungen. All dies ist eine offensichtliche Konsequenz der natürlichen Auslese. Die natürliche Auslese wird von der Umwelt ausgeübt, und die Umwelt eines Individuums besteht nicht nur aus unbelebter Natur, sondern auch aus anderen Individuen derselben Art und anderen Arten (sowohl Pflanzen als auch Tieren). Letzten Endes sind daher die meisten Studien über Wechselwirkungen während der Evolution nichts anderes als eine erweiterte Anwendung der Selektionsforschung. In modernen Lehrbüchern der Evolutionsbiologie (Futuyma, 1979), des Verhaltens (Alcock, 1979) und der Ökologie (Ricklefs, 1978) wird dies in hervorragender Weise deutlich.

Ungelöste Probleme in der Evolutionsbiologie

Der Evolutionsbiologe wird häufig nach den ungelösten Fragen seines Wissensgebiets gefragt. Es stellt sich heraus, daß wenige dieser Fragen mit Grundprinzipien zu tun haben, da eine Alternative zum Darwinismus zunehmend unwahrscheinlicher geworden ist, je mehr wir über das Leben gelernt haben. Als ungelöstes Problem könnte man viel-

leicht die Frage nennen, welcher Anteil der beobachteten Variabilität des Lebens das Produkt der Auslese, und welcher andere Teil durch stochastische Prozesse bedingt ist. Eher speziellere Fragen haben zu tun mit dem Ursprung des Lebens (wie Nukleinsäuren und Polypeptide zusammenfanden), der Entstehung der Viren, der Einzelheiten der Entstehung von Eukaryonten aus Prokaryonten, dem Funktionieren des Eukaryonten-Chromosoms, der Klassifikation der verschiedenen DNA-Sorten (strukturell, regulierend, repetitiv usw.) und ihrer jeweiligen Rolle in Evolution und Artbildung, mit der Verwandtschaft und Phylogenese der großen Pflanzen- und Wirbellosentypen, der Rolle der intra- bzw. interspezifischen Konkurrenz in der Evolution, der Evolution verschiedener Arten von Verhalten und ihrer Rolle als Schrittmacher in der Evolution, sowie mit den Gründen für die außergewöhnlich starke Häufigkeit des Aussterbens (warum ist die natürliche Auslese so wenig imstande, es zu verhindern?). Jeder Spezialist kann dieser Liste weitere Probleme hinzufügen. Ein besonders vielversprechendes Studiengebiet ist der Pluralismus (multiple Bahnen), den man in der Evolution vorfindet. Für nahezu alle Herausforderungen seitens der Umwelt haben verschiedene Evolutionslinien unterschiedliche Antworten gefunden. Welche Einschränkungen setzen diese verschiedenen Antworten (etwa das äußere Skelett der Arthropoden im Vergleich zu dem inneren Skelett der Wirbeltiere) der zukünftigen Entwicklung dieser Linien? Das ganze Feld der der Evolution gesetzten Einschränkungen ist praktisch immer noch unangerührt. Das Verschmelzen der Evolutionsbiologie mit der Ökologie, der Verhaltensbiologie und der Molekularbiologie hat eine fast endlose Zahl neuer Fragen entstehen lassen. Um jedoch noch einmal zu wiederholen, was ich schon am Anfang dieses Abschnitts gesagt habe: Es ist kaum wahrscheinlich, daß neue Entdeckungen eine größere Modifikation des während der Synthese der Evolutionstheorie errichteten grundlegenden theoretischen Rahmens notwendig machen werden.

Die Evolution im modernen Denken

Die Häufigkeit und oft Heftigkeit der Kontroversen im Lager der Evolutionisten haben viele Nicht-Biologen verwirrt. Die Folge ist, daß sie den ganzen Begriff der Evolution oder zumindest das Darwinsche Prinzip der natürlichen Auslese mit Skepsis betrachten. Die Frage ist daher berechtigt, welche Rolle Evolution und Darwinismus im modernen Denken spielen. Vielleicht sollte man damit anfangen, festzustellen, daß kein gut unterrichteter Biologe heutzutage noch Zweifel an der Evolution hegt. Tatsächlich ist die Evolution in den Augen der meisten Biologen keine Theorie mehr, sondern eine simple Tatsache, die durch die Veränderung von Genpools von einer Generation zur anderen und durch die Veränderungen in der Fossilienfolge in aufeinanderfolgenden, genau datierten geologischen Schichten dokumentiert ist. Vermutlich ist es ebenso fair festzustellen, daß die Mehrheit gut unterrichteter Laien die Evolution ebenso bereitwillig akzeptiert wie die Tatsache, daß die Erde um die Sonne kreist. Jeglicher Widerstand gegen die Evolution, der heute noch besteht, beschränkt sich auf Personen mit religiösen Bindungen. Gewisse fundamentalistische Sekten bestehen immer noch darauf, die Schöpfungsgeschichte sei buchstäblich und fraglos zu akzeptieren, obwohl diese Darstellung inzwischen durch die überwältigenden Beweise der Wissenschaft falsifiziert worden ist. Eine rationale Debatte zwischen Wissenschaftlern und Fundamentalisten ist unmöglich, da das eine Lager die übernatürliche Offenbarung ablehnt, das andere die wissenschaftlichen Tatsachen.

Interessanter ist das gelegentliche Wiederaufleben der Gegnerschaft gegen die Selektionstheorie. Die prominentesten Autoren der aus diesem Lager kommenden Literatur sind gewöhnlich Journalisten, Juristen, Schriftsteller und Philosophen, und ihre Argumente fußen auf einer derartigen Unkenntnis der Fakten der Genetik, Systematik, Biogeographie, Ökologie und anderer Zweige der Biologie, daß eine vernünftige Debatte unmöglich ist. Beunruhigend ist allerdings, daß einige seriöse und qualifizierte Wissenschaftler die Argumente der gegen die natürliche Auslese eingestellten Laien übernommen und ebenfalls erklärt haben, die Formel „Variation und Auslese“ könne keine vollständige Erklärung der Evolution geben. Solche wissenschaftlich qualifizierten Gegner der Selektionstheorie sind eine sehr kleine Minderheit. Ihre Argumente gründen sich gewöhnlich auf falsche Vorstellungen: entweder erkennen sie die probabilistische Natur der Auslese nicht oder sie wissen nicht, daß das Individuum als Ganzes das Objekt der Auslese ist, oder aber sie schätzen die zahlreichen Einschränkungen, die der Auslese gesetzt sind, nicht richtig ein. Die Evolutionisten machen keine besonderen Anstrengungen, diese Autoren zu widerlegen, da alle Gegenargumente bereits viele Male und recht ausführlich in der Literatur dargelegt worden sind.

Diese unbedeutenden Kontroversen sind nicht imstande gewesen, den Einfluß des Evolutionsdenkens in allen Bereichen des menschlichen Denkens zu verzögern, und schon gar nicht, ihn völlig aufzuhalten. Das Evolutionsdenken ist heutzutage nicht mehr auf die Biologie beschränkt; es gibt keinen menschlichen Tätigkeitsbereich mit einer historischen Komponente mehr, der nicht das Evolutionsdenken und die evolutionäre Methodologie übernommen hat. Das Wort „Evolution“ geht uns heute sehr leicht von der Zunge, wir sprechen von Evolution des Universums, Evolution der menschlichen Gesellschaft, Evolution von Sprachen, von Kunstformen, bis hin zur Evolution von Prinzipien.

Diese etwas unkritische Anwendung des Ausdrucks „Evolution“ hat jedoch zu einigen unglücklichen Formulierungen, wenn nicht Absurditäten geführt. Nicht-Biologen, die dem evolutionären Konzept positiv gegenüberstehen, kennen häufig die Darwinistische oder Neo-Darwinistische Theorie nicht und vertreten dann z. B. orthogenetische Systeme, wie etwa die Theorie, daß die menschliche Kultur automatisch eine Reihe von Stadien durchläuft, von dem des Jägers und Sammlers zu dem der städtischen Megalopolis. Auch teleologische Prinzipien waren bei denen, die außerhalb der Biologie eine evolutionäre Sprache benutzt haben, sehr beliebt; als dann diese teleologischen Systeme widerlegt wurden, nahm man an, damit sei auch das gesamte Konzept der Evolution widerlegt. Das Studium dieser Literatur beweist recht schmerzlich, daß niemand allgemeine Behauptungen hinsichtlich der Evolution in Bereichen außerhalb der biologischen Welt machen sollte, ohne sich zuvor mit den gut ausgereiften Vorstellungen der organischen Evolution bekanntgemacht zu haben und ohne darüber hinaus zuvor die Konzepte, die er anwenden will, einer höchst rigorosen Analyse zu unterziehen. Evolutionsdenken ist auf jedem Gebiet unerläßlich, auf dem eine Veränderung in der Zeitdimension vorkommt. Doch es gibt viele „Arten“ von Evolution, je nach der Natur der für die Veränderung verantwortlichen Ursachen, je nach der Natur der Beschränkungen und je nach der Natur des Erfolges der Veränderungen. Eine angemessene Analyse der verschiedenen Sorten sogenannter Evolution in unterschiedlichen Gebieten steht noch aus. Nichtsdestoweniger kann kein Zweifel daran bestehen, daß die Anwendung von evolutionären Prinzipien viele Bereiche des menschlichen Denkens in hohem Maße bereichert hat.

Teil III: Variation und ihre Vererbung

Selbst bei primitiven Völkern hat die lebendige Natur zwei Aspekte: Der eine ist eine ungeheure Variabilität innerhalb jeder Art; der andere die Weitergabe von Merkmalen der Eltern an ihre Nachkommen. Von den Vorsokratikern bis zum Ende des 19. Jahrhunderts haben Philosophen und Wissenschaftler Erklärungen für die Vererbung vorgeschlagen; aber erst als Mendels Werk wiederentdeckt worden war, konnte die Genetik eine autonome Wissenschaft werden. Doch es vergingen noch weitere fünfzig Jahre, bevor die Biologen das genetische Programm als den bedeutendsten Aspekt der Vererbung entdeckten. Das genetische Programm stellt den grundlegenden Unterschied zwischen der Welt des Lebens und der Welt unbelebter Gegenstände dar; es gibt kein biologisches Phänomen, an dem das genetische Programm nicht beteiligt ist [1].

Die besondere Bedeutung der Genetik liegt darin, daß sie eine Brücke zwischen solchen Gebieten der Biologie schlägt, die sich mit ganzen Organismen – wie z. B. die Systematik und große Teile der Evolutionsbiologie – beschäftigen, und solchen Gebieten, die sich molekularen Vorgängen widmen. Sie trug zur Einigung der Biologie bei, denn sie zeigte, daß in Tieren und höheren Pflanzen dieselben genetischen Vorgänge stattfinden. Wichtiger ist, daß die Genetik dazu beitrug, die Fragen nach den Mechanismen von Evolution und Entwicklung zu lösen. Die Kenntnis der Grundprinzipien der Vererbung ist Voraussetzung für das volle Verständnis der Erscheinungen in allen anderen Zweigen der Biologie, der Physiologie, der Entwicklungsbiologie oder der Evolutionsbiologie. Die Beschleunigung des Fortschritts der Biologie im 20. Jahrhundert ist zum großen Teil dem besseren Verständnis der Vererbungsmechanismen zu verdanken. Viele Kontroversen in der Biologie in der ersten Hälfte des 20. Jahrhunderts waren durch die Schwierigkeit begründet, die Befunde und Begriffe der Genetik in die älteren, traditionellen Zweige der Biologie einzugliedern. Gleichzeitig förderte die Übernahme von Konzepten aus benachbarten Gebieten Fortschritte der Genetik. Solche Konzepte kamen aus der Systematik (Populationsdenken), Informatik (Programm) und Biochemie.

Man könnte fragen, ob die intensive Wechselwirkung zwischen Genetik und den anderen Zweigen der Biologie nicht das Ende der Genetik als einer separaten Wissenschaft zur Folge hatte. Die Populationsgenetik wurde zu einem Teil der Evolutionsbiologie, das Studium der Genaktivität zu einem Teil der Molekularbiologie und die Entwicklungsaspekte der Genetik zur Domäne der Entwicklungsbiologie. Einige besonders eifrige Genetiker verfielen in das andere Extrem und behaupteten, im Grunde seien alle Teile der Biologie Zweige der Genetik. Wenn man bedenkt, daß das genetische Programm auf die eine oder andere Weise an allen biologischen Aktivitäten beteiligt ist (selbst dort, wo offene Programme eine Handlung steuern), ist dieser Anspruch nicht ganz absurd. Diese

gegensätzlichen Standpunkte unterstreichen die zentrale und integrierende Rolle der Genetik im biologischen Denken.

Die Universalität genetischer Phänomene hat unvermeidlich eine beträchtliche Heterogenität der Einzeldisziplinen der Genetik zur Folge. Das Studium des Ursprungs neuer genetischer Programme (Mutation, Rekombination) und ihrer Übermittlung an die nächste Generation (Transmissionsgenetik), des Verhaltens genetischer Faktoren im Genpool (Populationsgenetik) und der Übersetzung genetischer Programme in Phänotypen (physiologische oder Entwicklungsgenetik) erfordern getrennte Disziplinen, von denen sich einige mit unmittelbaren, andere mit letzten Ursachen befassen. In diesen Disziplinen finden die häufigsten Wechselwirkungen oft nicht untereinander statt, sondern mit biologischen Fachbereichen außerhalb der Genetik, etwa mit der Systematik, Embryologie, Physiologie oder Biochemie.

Meine Darstellung im folgenden konzentriert sich auf die Transmissionsgenetik und ihre Komponenten, d.h. auf die Einheiten der Vererbung (Gene), ihre Veränderung (Mutationen), ihre Anordnung (auf Chromosomen), ihre Neuordnung (Rekombination, Zufallsschwankungen) und ihre Weitergabe an die nächste Generation. Die Geschichte jener Aspekte der Genetik, die als Kausalfaktoren der Evolution wichtig sind, etwa der Populationsgenetik, ist bereits in Kapitel 11 und 12 dargestellt worden. Schließlich ist die physiologische Genetik nicht von der Entwicklungsbiologie zu trennen und soll in einem späteren Band behandelt werden. Jeder dieser Zweige der Genetik hat seinen eigenen begrifflichen Rahmen und seine eigene Geschichte.

Während einige Historiker, wie Barthelmess (1952) und Stubbe (1965), ihre Geschichte der Genetik mit den Ideen beginnen, die man im Altertum über Vererbung hatte, sind andere Historiker der Ansicht, „das Zurückverfolgen der Ursprünge der Genetik bis in eine Zeit vor Beginn der modernen Wissenschaft scheint ... ihr Wesen aus den Augen zu verlieren“ (Dunn, 1965, S. xiv). In diesem Streit ergreife ich die Partei von Barthelmess und Stubbe. Seit ältesten Zeiten hatte man Vorstellungen über Vererbung, über die Ursachen von Ähnlichkeiten und über den Ursprung neuer Arten von Organismen und neuer Merkmale. Die meisten dieser Ideen waren falsch; aber selbst, wenn keine einzige dieser Vorstellungen und Überzeugungen von Hippokrates oder Aristoteles bis in die moderne Zeit überlebt hätte, so müßte der Ideengeschichtler sie dennoch mit aller Sorgfalt studieren. Man muß den Boden kennen, auf dem neue Ideen wachsen; man muß wissen, wie die alten Ideen verändert oder warum sie verworfen wurden. Abgesehen davon waren Ideen über Vererbung häufig Bestandteil umfassenderer Ideologien wie Animismus, Atomismus, Essentialismus, Schöpfungsglaube, Physiologischer Mechanismus oder Holismus, und man kann gewisse genetische Theorien nicht verstehen, wenn man diesen philosophischen Hintergrund nicht kennt. Die Mendelsche Genetik entstand nicht in einem Leerraum; sie traf vielmehr auf bereits vorhandene Vererbungstheorien, wie Pangenesis, Mischvererbung oder die verschiedenen Theorien multipler Determinanten. Man wird die geistige Kraft der Mendelschen Revolution niemals richtig zu würdigen wissen, wenn man die zuvor existierenden Theorien nicht kennt, deren Platz sie einnahm.

14 Frühe Theorien und Züchtungsversuche

In einer sich geschlechtlich fortpflanzenden Art ist jedes Individuum (mit Ausnahme eineiiger Zwillinge) einzigartig. Der Grad dieser Einzigartigkeit ist weitaus größer als in der Welt der unbelebten Gegenstände. Obgleich es auf der Makroebene ebenfalls einzigartige „Individuen“ (wie Planeten und Vulkane) und einzigartige Systeme (Galaxien und Wettersysteme) gibt, sind die häufigsten aller Individuen, die Komponenten der Materie (Moleküle, Atome, Elementarteilchen) niemals einzigartig. Die meisten Gesetze der exakten Wissenschaften beruhen auf diesem Mangel an Einzigartigkeit (s. Kap. 2).

Ein Korrelat der Individualität der Organismen ist die Variation; jede aus einzigartigen Individuen bestehende lebende Gruppe weist zwangsläufig Variation auf. Ursprung und Wesen der Variation bei lebenden Organismen wurden erst im 20. Jahrhundert verstanden, und dieses Fehlen einer etablierten Theorie der Variabilität war für die Biologie des 19. Jahrhunderts ein großes Hindernis. Sie war das schwächste Glied in der Beweiskette von Darwins Theorie der natürlichen Auslese, und Darwin war sich dessen sehr wohl bewußt. In der Tat beunruhigte ihn diese Frage sein ganzes Leben lang.

Daß die Variation, oder zumindest ein Teil von ihr, irgendwie mit Vererbung zu tun hat, müssen sogar schon die Menschen der Urzeit gewußt haben. Natürlich wußte man schon im Altertum, daß ein Nachkomme in gewissen Zügen seinen Eltern oder Großeltern ähneln kann. Alle Tier- und Pflanzenzüchtung beruht auf der Einsicht, daß einige Eigenschaften vererbt werden. Alle Versuche, eine Rasse zu verbessern, ob durch Auslese oder durch Kreuzungen, gründete sich stillschweigend auf das Postulat der Vererbung. Sogar die Rolle der Geschlechter bei der Befruchtung war in gewissen Kulturen gut verstanden. Die Assyrer befruchteten schon um 2000 v. Chr., wenn nicht sogar noch früher, die Blüten weiblicher Dattelpalmen mit Pollen aus den Blüten männlicher Bäume.

Dessen ungeachtet blieben Wesen und Mechanismus der Vererbung ein Geheimnis. Die frühen Beobachtungen der Naturkenner und Ackerbauern aus der Frühzeit, wie auch die Spekulationen von Ärzten und Philosophen warfen zahlreiche Fragen auf, von denen die meisten bis zum Beginn des 20. Jahrhunderts umstritten waren. Vielleicht gibt es kein anderes Gebiet in der Biologie, in dem die Widerlegung irriger Ideen und Dogmen für einen Fortschritt im Verständnis wichtiger war als die Genetik. Diese falschen Ideen und Dogmen waren zum Beispiel

1. daß ein elterliches Pneuma und nicht die Übertragung einer greifbaren physikalischen Substanz das Agens der Vererbung ist;
2. daß nur einer der Eltern die genetischen Elemente überträgt (abgelehnt von Buffon und Kölreuter);

3. daß der Beitrag des Vaters von dem der Mutter quantitativ und qualitativ verschieden ist (von Aristoteles bis Linnaeus);
4. daß Umwelt und Tätigkeiten des Körpers (Gebrauch und Nichtgebrauch) einen starken bestimmenden Einfluß auf das genetische Material haben (Vererbung erworbener Merkmale);
5. daß es zwei scharf voneinander getrennte Arten erblicher Eigenschaften gibt: solche, die diskontinuierlich variieren (durch Saltation) und solche, die allmählich um unendlich kleine Nuancen variieren;
6. daß die Merkmale selbst unmittelbar vererbt werden und nicht das Potential zu ihrer Bildung (in Form des genetischen Programms);
7. daß die genetischen Beiträge beider Eltern in den Nachkommen verschmelzen (Mischvererbung).

Dies ist nur eine kleine Auswahl der weit verbreiteten falschen Vorstellungen über Vererbung. Da die Vererbung ein derart auffallendes Phänomen war, wurde sie zum Gegenstand einer mannigfaltigen volkstümlichen „Wissenschaft“, deren Überreste man sogar heute noch bei Laien findet. Zum Beispiel bestanden Tierzüchter darauf, das „Blut“ eines Weibchens einer reinen Rasse würde, wenn dieses einmal von einem Männchen einer anderen Rasse oder einem Bastard befruchtet worden sei, für immer unrein werden, so daß es nicht mehr zur Zucht verwendet werden könne. Diese Überzeugung wurde häufig auch auf den Menschen angewandt, insbesondere in der rassistischen Literatur. Ebenfalls glaubte man weithin, ein einzelner Nachkomme könne mehrere Männchen zum Vater haben, so daß das Junge eines Weibchens, das in der Zeitspanne, in der es empfangen hatte, von mehreren Männchen begattet worden war, die Merkmale dieser verschiedenen Väter in sich vereinen würde. Man glaubte außerdem an eine große Plastizität des genetischen Materials; zum Beispiel war man davon überzeugt, daß jeder Unfall der Mutter (z. B. wenn sie von einer Schlange erschreckt wurde) den Fötus beeinflussen könne.

Betrachtet man heute rückblickend die traditionellen Vorstellungen über Vererbung, so fällt als einer der charakteristischsten Aspekte die häufige Unvereinbarkeit gleichzeitig akzeptierter Ansichten auf. Der Glaube an eine unsichtbare konstante Essenz etwa wurde mit einem Glauben an starke Umwelteinflüsse aller Art oder mit der Anerkennung eines unterschiedlichen Beitrages der beiden Eltern kombiniert. Streng quantitative Vorstellungen (zum Beispiel „Stärke des väterlichen Einflusses“) wurden gleichzeitig mit rein qualitativen Konzepten (die Vererbung individueller Merkmale wie in Platos Eugenik) vertreten. Man glaubte fast universell an die Vererbung somatischer Schäden (Verstümmelungen), obgleich ohne Schwierigkeiten zu erkennen war, daß ein Soldat, der einen Arm verloren hatte, keine armlosen Kinder erzeugte, von der genetischen Wirkungslosigkeit der seit Tausenden von Jahren von den Juden praktizierten Beschneidung ganz zu schweigen.

Vererbungstheorien im Altertum

Trotz gedankenreicher und kritischer Analysen seitens einer Reihe griechischer Philosophen gab es im klassischen Altertum noch keine einheitliche Theorie, weder der Variation, noch der Vererbung, und die Vorstellungen dieser Philosophen gingen weit auseinander.

ander. Es gab jedoch ein Prinzip der Vererbung, das mehr oder weniger allgemein akzeptiert wurde; aus der Tradition der Ilias oder anderer Epen wurde eine Vererbung der heroischen Qualitäten des Vaters auf den Sohn als selbstverständlich angenommen. Allerdings hatten die griechischen Philosophen nur eine höchst vage Vorstellung davon, wie die Merkmale der Eltern an ihre Nachkommen weitergegeben wurden. Zwei Autoren, die in nachfolgenden Jahrhunderten den größten Einfluß auf die Vorstellungen über Fortpflanzung und Vererbung hatten, waren Hippokrates und Aristoteles [1].

Der berühmte Arzt Hippokrates (ca. 460–377 v. Chr.) lehrte, daß die Körpersäfte aus allen Teilen des Körpers „Samenmaterial“ zu den Fortpflanzungsorganen transportierten (*De generatione*, Abschn. 1 und 3). Die Befruchtung bestehe in der Mischung des Samenmaterials von Vater und Mutter. Daß alle Teile des Körpers an der Produktion des Samenmaterials beteiligt seien, wurde mit der Tatsache belegt, daß blauäugige Individuen blauäugige Kinder haben und die Kinder kahlköpfiger Männer auch kahl werden. Wenn Teile des Körpers ungesund seien, könne der entsprechende Körperteil der Nachkommen ebenfalls krank sein.

Die Idee einer solchen Panspermie oder Pangenese war offenbar zum ersten Mal von Anaxagoras (ca. 500–428 v. Chr.) vorgebracht worden und wurde wenigstens bis zum Ende des 19. Jahrhunderts vertreten, auch von Charles Darwin (siehe Kapitel 16). Wenn man an den Effekt von Gebrauch und Nichtgebrauch oder eine andere Form der Vererbung erworbener Eigenschaften glaubt, wie es seit Hippokrates bis ins 19. Jahrhundert mehr oder weniger allgemein üblich war, so ist man gezwungen, eine solche Theorie anzunehmen. Bezeichnend für die Theorie der Pangenese ist auch das Alternieren zwischen der Bildung des Körpers (Phänotyp, Soma) und der Bildung von Samenmaterial (Sperma, Genotyp) durch diesen Körper; wobei der Samen dann unmittelbar durch Wachstum wieder in den Körper der nächsten Generation umgewandelt wird – eine Vorstellung, die im wesentlichen beibehalten wurde, bis sie in den siebziger und achtziger Jahren des 19. Jahrhunderts zum ersten Mal in Frage gestellt wurde (Galton, Weismann).

Aristoteles

Keiner der Alten hatte ein brennenderes Interesse an Fragen der Fortpflanzung als Aristoteles; er widmete eins seiner wichtigsten Werke (*De generatione*) diesem Gegenstand. Er erörterte Variation und Vererbung auch in anderen Schriften, zum Beispiel in *De partibus*. Aristoteles lehnte die atomistische Auslegung der Vererbung durch Hippokrates und seine Vorgänger ab. Wie konnte sie die Vererbung von Merkmalen erklären, die keine Samen produzieren konnten, etwa totes Gewebe (wie Nägel oder Haare) oder Verhaltensmerkmale (wie Stimme oder Fortbewegung)? Außerdem ist es auch möglich, daß der Vater Merkmale in einem Alter weitergibt, in dem sie noch gar nicht zutage treten, etwa Kahlheit oder vorzeitiges Ergrauen. Aristoteles lehnt ebenfalls die Möglichkeit ab, daß das sexuelle Produkt des Männchens ein winziges vorgeformtes Tier ist, wie einige Autoren des 17. und 18. Jahrhunderts später annahmen.

Aristoteles' Vererbungstheorie war eher holistisch. Wie einige seiner Vorläufer vertrat er die Ansicht, die Beiträge von Männchen und Weibchen seien irgendwie verschieden. Der Samen des Männchens trage das formgebende Prinzip (*eidos*) bei, während das Menstrualblut (Katamenia) des Weibchens der ungeformte Stoff sei, der durch das *eidos*

des Samens gestaltet werde. Er vergleicht die Wirkung des Samens mit der der Werkzeuge des Schreiners auf Holz. Das „Weibchen liefert immer das Material, das Männchen liefert das, was dem Stoff die Gestalt gibt; dies ist unserer Ansicht nach das spezifische Merkmal jedes der Geschlechter: das ist es, was es bedeutet, männlich oder weiblich zu sein“.

Diese Feststellung scheint einen ausgeprägten Unterschied in der Rolle von Samen und Menstruation anzudeuten, doch an anderen Stellen postuliert Aristoteles ein Wett-eifern, fast einen Kampf, zwischen dem männlichen und dem weiblichen Samenmaterial. Wenn das männliche Material überwiegt, wird ein Junge geboren. Ist es nur ein partieller Sieg, so kann es ein Junge mit den Merkmalen der Mutter sein; oder, wenn der elterliche Einfluß geringer ist als der der Großeltern, wird das Kind die Merkmale der Großeltern haben und so weiter.

Sehr wichtig in Aristoteles' Denken ist die Rolle des *eidos* jedes Individuums. Gewiß hat jedes Kind die Merkmale der Art, zu der es gehört, aber es hat auch seine eigene spezifische Individualität. Ein Kind von Sokrates, sagt Aristoteles, wird wahrscheinlich die Merkmale von Sokrates bekommen.

Es ist, nicht ganz unberechtigt, gesagt worden, Aristoteles' Unterscheidung zwischen einem formgebenden Prinzip (*eidos*) und dem Material, das geformt wird, sei nicht allzu verschieden von dem modernen Begriff des die Gestaltung des Phänotyps steuernden genetischen Programms (Delbrück, 1971). Dabei wird jedoch die Tatsache übersehen, daß das *eidos* des Aristoteles ein nicht-materielles Prinzip war; abgesehen davon wurde es von nachfolgenden Autoren ständig mit Platons völlig anderem *eidos*-Begriff verwechselt, mit dem Resultat, daß das aristotelische Konzept bis nach 1880 nahezu völlig ignoriert wurde. (Oberflächlich betrachtet, ist Buffons Begriff des *moule intérieure* dem aristotelischen *eidos* ähnlich, doch scheint zwischen beiden keine historische Verbindung zu bestehen [Roger, 1963]. Buffons Form war eine streng materielle Einheit.) Die Ähnlichkeit zwischen Aristoteles' Ideen und den modernen Vorstellungen erkannte man erst 1970.

Wie auch in anderen Bereichen der Biologie war der wichtigste Beitrag der Griechen eine völlig neue Einstellung: Sie betrachteten die Vererbung nicht mehr als etwas Geheimnisvolles, von den Göttern Verliehenes, sondern als etwas, das zu erforschen und worüber nachzudenken war. Mit anderen Worten, sie beanspruchten die Vererbung für die Wissenschaft. In der Tat stellten sie als erste viele Fragen, welche den Gegenstand der großen genetischen Kontroversen des 19. und frühen 20. Jahrhunderts bilden sollten. Und eine der philosophischen Schulen, die der Epikureer, führte den neuen Begriff der Existenz von sehr kleinen, unsichtbaren Partikeln ein, der später zu einem beherrschenden Konzept in der Genetik werden sollte.

Während eines Zeitraums von etwa zweitausend Jahren seit den Tagen von Aristoteles und den griechischen Atomisten wurde dem Gegenstand Fortpflanzung und Vererbung bemerkenswert wenig Neues hinzugefügt. Dies gilt in gleicher Weise für die Zeit des Hellenismus und des Römischen Reiches, und auch die Erörterungen im Mittelalter erfolgten weiterhin im großen und ganzen im Rahmen solch klassischer Modelle. Viele Fragen, die die Griechen aufgeworfen hatten, für die sie aber keine eindeutige Antwort finden konnten, gehörten zu den Hauptfragen, die später die neue Wissenschaft der Renaissance beschäftigten. Einige dieser Fragen, allerdings von den Griechen nicht alle klar formuliert, lauteten:

1. Was ist das Wesen der Befruchtung? Was wird während der Kopulation übertragen, das für die Empfängnis verantwortlich ist?
2. Können Lebewesen spontan entstehen, oder ist für die Erzeugung neuer Individuen immer eine sexuelle Vereinigung notwendig?
3. Welche Beiträge zu den Merkmalen eines Kindes kommen vom Vater, welche von der Mutter? Leistet die Mutter, außer, daß sie als Amme des sich entwickelnden Embryos dient, auch einen (heute würden wir sagen „genetischen“) Beitrag?
4. Wo wird der männliche Same gebildet, in einem besonderen Organ oder im ganzen Körper?
5. Wie wird das Geschlecht des Nachkommen bestimmt?
6. In welchem Maße werden die erblichen Merkmale von Gebrauch oder Nichtgebrauch, Umwelt oder anderen Faktoren beeinflusst?

Diese und viele andere Fragen waren zu beantworten, ja, eigentlich mußten sie zuerst richtig formuliert werden, bevor eine Wissenschaft der Genetik möglich war.

Neuanfänge

Als im späten Mittelalter das Interesse an der Natur wieder neu erwachte, fand es ein völlig anderes geistiges und intellektuelles Klima vor, als zur Zeit der Griechen. In jedem Gegenstand und in jedem Vorgang sah man den Willen Gottes und seine Schöpferkraft. Das Hauptinteresse galt den „Ursprüngen“, der Erzeugung neuer Individuen, und nicht so sehr dem in der Vererbung mitenthaltenen Prinzip der Kontinuität. Dieser Geist, der im 16. Jahrhundert ganz besonders entwickelt war, wird von Jacob (1970, S. 19–28) in großartiger Weise beschrieben. Die Urzeugung, das Einhauchen von Leben in nicht-lebendige organische Materie, galt als ebenso natürlich wie gewöhnliche Fortpflanzung. Die Erzeugung von Monstern rief kaum größere Verwunderung hervor als die normaler Lebewesen. Die Umgestaltung der Samen und Sämlinge einer Pflanze in die einer anderen Art (Heterogonie) galt als alltägliches Ereignis. Der Ursprung neuer Wesen war ausnahmslos eine *generatio ab initio*. Da der Nachdruck auf der Entwicklung nach der ursprünglichen Zeugung lag, ist diese Periode des menschlichen Denkens besonders wichtig für die Geschichte des Gebiets, das nach etwa 1828 als Embryologie bezeichnet wurde.

Man muß sich daran erinnern, daß vom 15. bis zum 18. Jahrhundert eine Biologie als solche noch nicht existierte. Stattdessen gab es zwei Interessenssphären, zwischen denen nur spärliche Verbindungen bestanden: Naturgeschichte und Medizin (einschließlich Physiologie). Die Fortpflanzung wurde in erster Linie von Anatomieprofessoren und Medizinern-Physiologen studiert, die unmittelbare Ursachen erforschten und selten Fragen nach der Vererbung stellten. Ihr Interesse galt der Entwicklungsbiologie. Im Gegensatz dazu lag das Hauptinteresse der Erforscher der Naturgeschichte auf der Vielgestaltigkeit der Natur, dem Resultat letzter Ursachen.

Da alle Angehörigen einer Art dieselbe Essenz gemeinsam haben, war Vererbung offensichtlich eine Notwendigkeit und wurde keinesfalls als wissenschaftliches Problem gesehen. Wenn sie überhaupt in Betracht gezogen wurde, so geschah dies im Rahmen der Artfrage. Die Variation jedoch war etwas, mit dem sich alle beschäftigten, insbesondere die Naturbeobachter. Kräuterkenner, Botaniker, Jäger und Tierhälter – sie alle freu-

ten sich über aberrante Individuen. Zuerst bezog sich dies nur auf recht auffällig verschiedene „Mutationen“ (siehe unten), mit der Zeit aber, als die Sammlungen in Herbarien und Museen immer größer wurden, trat auch die gewöhnliche individuelle Variation zutage und wurde erforscht. Schließlich wurde dies zu einer wichtigen Quelle von Beweismaterial gegen die Gültigkeit des Essentialismus.

Vom Mittelalter bis ins 19. Jahrhundert war das Denken des abendländischen Menschen völlig vom Essentialismus beherrscht gewesen (siehe Kapitel 2). Da dieser Philosophie zufolge alle Angehörigen einer Art dieselbe Essenz gemeinsam haben (die von äußeren Einflüssen oder gelegentlichen Unfällen unberührt bleibt), ist das Studium der Natur einfach das Studium von Arten. So sehr dominierte das essentialistische Denken während des ganzen 16. und 17. und einem großen Teil des 18. Jahrhunderts, daß offenbar keine systematischen Untersuchungen über die Variation individueller Merkmale durchgeführt wurden. Wenn die Naturbeobachter Abweichungen von dem typischen Ausdruck der Art vorfanden, so erkannten sie vielleicht intraspezifische „Varietäten“ (völlig typologisch verstanden) an, doch waren diese keiner besonderen Aufmerksamkeit wert. Bei einer so starken Betonung der Art überrascht es nicht, daß das Artproblem Anlaß zu einigen der frühesten Überlegungen über Vererbung gab, nämlich den Betrachtungen von Linnaeus, Kölreuter, Unger und Mendel.

Jedes Studium der Vererbungsmechanismen muß von der Grundlage des Kreuzens von Individuen ausgehen, die sich in definitiven und anscheinend konstanten Merkmalen unterscheiden. Somit wird die Variation zu dem wichtigsten Problem, das von einer Vererbungstheorie erklärt werden muß. Doch ein Essentialist weiß mit der Variation nichts anzufangen. Das begriffliche Dilemma für ihn besteht darin, daß „essentiell“ alle Individuen einer Art identisch sind. Die Folge war, daß bis zum Ende des 19. Jahrhunderts und selbst bis in das 20. Jahrhundert hinein verschiedene Arten von Variation hoffnungslos durcheinandergebracht wurden. Dieses Durcheinander wurde erst entwirrt, nachdem das Populationsdenken den Essentialismus in der Systematik und in der Evolutionsbiologie verdrängt hatte. Welcher Natur die Schwierigkeiten waren, läßt sich am leichtesten anhand eines historischen Überblicks illustrieren. Dieser zeigt, wie die Heterogenität der Variation allmählich begriffen wurde und wie man langsam die Unterschiede zwischen den einzelnen Komponenten zu verstehen begann.

Linnaeus

Für den Essentialisten kennt eine Art definitionsgemäß keine wesentliche Variation. Alle Variation ist „nebensächlich“, berührt also die Essenz der Art nicht (zu Einzelheiten, siehe Kapitel 6). Eine Variante ist keine andere Art; sie ist eine „Varietät“. Obgleich die Naturbeobachter und Gartenbauer schon seit langem mit Varianten und Varietäten vertraut waren, schreibt man gewöhnlich Linnaeus das Verdienst zu, den Begriff der Varietät formalisiert zu haben. Er schätzte Varietäten gering ein und machte sich über die Blumenliebhaber lustig, die ihnen so begeistert lauter neue Namen gaben. Im großen und ganzen hielt er Varietäten für unwichtige, umkehrbare Modifikationen, die durch Klima- und Bodenbedingungen verursacht worden waren. Er kannte auch Monstrositäten, die er ebenfalls für irrelevant hielt. Es kam ihm niemals in den Sinn, zu fragen, welche biologische Bedeutung die Variationen haben könnten. „Die Varietät ist eine Pflanze, die aus einer zufälligen Ursache verändert ist“ (*Phil. Bot.* 1751, These 158).

In seiner *Philosophia Botanica* (These 158) beschrieb Linnaeus die Varietät folgendermaßen: „Es gibt so viele Varietäten, wie aus dem Samen derselben Art verschiedene Pflanzen erzeugt werden. Eine Varietät ist eine Pflanze, die aus einem zufälligen Grund verändert worden ist: Klima, Boden, Temperatur, Winde, usw. Eine Varietät kehrt folglich wieder zu ihrem ursprünglichen Zustand zurück, sobald der Boden geändert wird“. Hier ist Varietät als etwas definiert, was wir heute eine nicht-genetische Modifikation des Phänotyps nennen würden. Bei seiner Diskussion von Varietäten im Tierreich (These 259) deutet Linnaeus an, daß er unter dem Terminus „Varietät“ nicht nur nicht-genetische klimatische Varianten einschließt, sondern auch Haustierrassen und genetische Varianten innerhalb einer Population. Als Beispiele von Varietäten im Tierreich nennt er „weiße und schwarze Kühe, kleine und große, fette und magere, glatthaarige und wollige; ebenso die Rassen von Haushunden“. Bei einer sorgfältigen Durchsicht von Linnaeus' Schriften entdecken wir, daß er mit dem Namen „Varietät“ mindestens vier völlig verschiedene Gruppen von Erscheinungen bezeichnet:

1. Nicht-genetische Modifikationen aufgrund von Unterschieden in Ernährung, Klima, Pflege oder anderen Umwelteinflüssen auf den Phänotyp;
2. Rassen von Haustieren oder Kulturpflanzen;
3. Genetische Varianten innerhalb einer Population;
4. Geographische Rassen (wie die Menschenrassen).

Als man im Laufe der Zeit entdeckte, welche heterogenen Phänomene unter dem Ausdruck „Varietät“ zusammengefaßt worden waren, wurden für die verschiedenen Arten neuer Varietäten neue Ausdrücke vorgeschlagen. Doch die ausgefeilte Terminologie, die das Ergebnis dieser Anstrengungen war (siehe Plate, 1914, S. 124–143), beseitigte das Problem nicht, da sie die zugrundeliegende begriffliche Verwirrung nicht beseitigte. Die meisten Autoren versäumten es, deutlich zwischen

1. genetischer und nicht-genetischer Variation,
2. kontinuierlicher und diskontinuierlicher Variation (siehe Kapitel 16) und
3. individueller und geographischer Variation

zu unterscheiden. Infolgedessen verstanden verschiedene Autoren unter „Varietät“ völlig verschiedene Dinge. Noch verschärft wurde die Situation dadurch, daß sich ab Linnaeus zwei verschiedene Traditionen herausbildeten, die die Botaniker und Zoologen trennten. Wenn die Zoologen von Varietäten sprachen, so meinten sie gewöhnlich geographische Rassen, die Botaniker dagegen meinten damit gewöhnlich gezüchtete Varietäten oder Varianten innerhalb einer Population. Und doch war diese Differenz zwischen den Traditionen das erste Anzeichen eines Auseinandersortierens der verschiedenen Arten von Varietäten.

Mendels Vorläufer

In der Epoche von Linnaeus wurden die ersten zögernden Schritte getan, die schließlich zur Begründung der Genetik führten. Methodisch gesehen gibt es zwei Wege, etwas über die Vererbung zu erfahren. Der eine ist das Studium von Stammbäumen. Es ist recht leicht, auffallende Merkmale in der menschlichen Spezies mehrere Generationen hindurch zu verfolgen; mit dieser Methode war Maupertuis im Jahre 1745 imstande, das Auftreten von Polydaktylie (den Besitz von sechs Fingern und sechs Zehen), von der

man heute weiß, daß sie durch ein dominantes Gen verursacht ist, über eine Zeitspanne von vier Generationen hinweg nachzuweisen. Durch ein seltsames Zusammentreffen demonstrierte auch Réaumur zur ungefähr gleichen Zeit (1751) ebenfalls eine dominante Vererbung von Polydaktylie beim Menschen (Glass, 1959). Diesem folgten bald ähnliche Studien über Hämophilie und Farbenblindheit. Obgleich diese Stammbäume den Biologen im 19. Jahrhundert gut bekannt waren, benutzten sie sie nicht als Grundlage für Theorien einer Transmissionsgenetik.

Die zweite Methode des Studiums der Vererbung ist das Züchten. Sie wurde von zwei Schulen angewandt, den Arthybridenzüchtern und den Tier- und Pflanzenzüchtern, deren Interesse und Zielsetzungen ganz verschieden waren [2].

Die Arthybridenzüchter

Linnaeus wird oft als ein pedantischer Schulmeister beschrieben, der an nichts anderem interessiert war als an künstlichen Klassifikationen. Zwar ist es richtig, daß er sich fanatisch bemühte, alles Mögliche und Unmögliche, das Variation zeigte, zu klassifizieren. Andererseits aber überrascht er die Leser seiner Aufsätze häufig durch seine außerordentlich unorthodoxen Gedanken über naturgeschichtliche Fragen aller Art. Wie jeder Autor, in dessen Geist eine Fülle von Gedanken am Gären ist, brachte er oft gleichzeitig oder zumindest nacheinander Ideen vor, die einander widersprachen. Das zeigt sich gut in seinem Meinungswechsel über die Natur der Art. Die Konstanz der Arten war der Eckstein von Linnaeus' frühen Werken, und seine Feststellung (1735) „Tot sunt species . . .“ ist vielleicht sein am besten bekanntes Dogma (siehe Kapitel 6). Doch in seinem späteren Leben spielte er mit dem Gedanken (man kommt kaum umhin, es so auszudrücken), daß natürliche Arten sich ungehindert untereinander kreuzten. In einer seiner Abhandlungen (Haartman, 1764; *Amoen. Acad.* 3, S. 28–62) führt er nicht weniger als hundert angebliche Arthybriden an, von denen er 59 in allen Einzelheiten beschreibt. In einer mit einem Preis ausgezeichneten Abhandlung (1760), die er für die Akademie der Wissenschaften in St. Petersburg schrieb und in der er sich mit dem Wesen der Sexualität bei Pflanzen befaßte, beschrieb Linnaeus zwei Hybriden, von denen er behauptete, sie seien künstlich durch Fremdbestäubung per Hand erzeugt worden. Der eine war ein hybrider Bocksbart (*Tragopogon pratensis* × *T. porrifolius*), der andere ein hybrider Ehrenpreis (*Veronica maritima* × *Verbena officinalis*).

Es ist irrelevant, ob die von Linnaeus gezogenen Pflanzen wirklich die Nachkommen der genannten Elternarten waren (was etwas zweifelhaft ist) oder nicht; wichtig ist aber, daß Linnaeus hier behauptete, durch die Bastardierung der beiden Arten sei eine neue konstante Art, d. h. eine völlig neue Essenz entstanden. Diese Behauptung stand in krassem Gegensatz zu all den Vorstellungen, die Linnaeus und andere Essentialisten vorher gehabt hatten. Der Bastard würde eine intermediäre Essenz haben müssen, es sei denn, er besäße beide Essenzen; und wenn man ihn erneut mit einem der Eltern oder mit einer anderen Art kreuzte, so würde dadurch praktisch eine Kontinuität von Essenzen erzeugt werden. Diese Folgerung wurde durch die gut abgegrenzten Diskontinuitäten zwischen den Arten, die man in der Natur vorfindet, widerlegt. Nichtsdestoweniger war Linnaeus selbst von der Erzeugung neuer Essenzen derart überzeugt, daß er jedem dieser beiden Bastarde einen neuen Artnamen gab und sie in sein maßgebendes *Species Plantarum* (1753) aufnahm.

Einige der Samen seines Bocksbartbastards sandte Linnaeus nach St. Petersburg, wo sie von dem deutschen Botaniker Kölreuter gezogen wurden, der sich selbst mit dem Kreuzen von Pflanzenarten beschäftigte. Die von Kölreuter 1761 gezogenen Bocksbartpflanzen, vermutlich die F_2 -Generation, zeigten erhebliche Variabilität und widerlegten somit restlos Linnaeus' Behauptung, er habe eine konstante neue Art erzeugt.

Kölreuter

Joseph Gottlieb Kölreuter (1733–1806) genoß, wie fast alle deutschen Biologen des 18. Jahrhunderts, seine Ausbildung an einer medizinischen Fakultät (der Universität Tübingen). Nach sieben Jahren Studium erhielt er im Jahre 1755 seine akademische Würde und begab sich für die nächsten sechs Jahre nach St. Petersburg, wo er eine Stelle als Naturwissenschaftler in der Akademie der Wissenschaften hatte. Hier arbeitete er unter anderem über Befruchtung (Bestäubung) von Blütenpflanzen und die Erzeugung von Hybriden. Da Kölreuter später oft als Vorläufer Mendels angesehen wurde, ist zu unterstreichen, daß er seine Arbeit über Pflanzenzüchtung nicht mit einer rein genetischen Fragestellung unternahm. Was ihn interessierte, waren Themen wie die Blütenbiologie und die Natur der Arten.

Seine erste erfolgreiche Kreuzung war die zwischen zwei Tabakarten *Nicotiana rustica* und *N. paniculata*. Die Bastarde gediehen außerordentlich gut, und „das scharfsichtigste Auge wird von seinem Keime an bis zur größtentheils vollbrachten Bildung seiner Blumen keine geringeren Vollkommenheiten [als bei normalen Pflanzen] entdecken“ (Kölreuter, 1761–1763; Neudruck 1893, S. 43). In der Tat sah es so aus, als sei es ihm, wie Linnaeus, gelungen, eine neue Art zu produzieren. Doch alle Anstrengungen, die Hybridenblüten miteinander zu bestäuben, waren umsonst. Der Bastard erzeugte nicht einen einzigen Samen, wohingegen eine normale Blüte 50000 Samen produzieren würde. Für Kölreuter war dies „eines der wunderbarsten aller Ereignisse, die jemals auf dem weiten Feld der Natur eingetreten sind“ (ibid. S. 44). Darüber hinaus befriedigte dieser Befund ihn sehr, stellte er doch seinen Glauben an einen essentialistischen Artbegriff wieder her. Immer wieder kreuzte Kölreuter in den darauffolgenden Jahren Arten aus einer großen Zahl verschiedener Pflanzengattungen. Er nahm mehr als 500 verschiedene Bastardierungen vor, an denen 138 Arten beteiligt waren. Die Befunde waren ausnahmslos ähnlich: Es trat eine auffallende Verminderung in der Fruchtbarkeit, wenn nicht sogar vollständige Sterilität, der Hybriden ein. Ja, Kölreuter ließ, wenn er bei einigen seiner „Art“-kreuzungen eine normale Fruchtbarkeit entdeckte, diese gewöhnlich unbeachtet mit der Bemerkung, sie seien offensichtlich keine guten Arten. Er hatte recht. Er hinterließ eine genaue Beschreibung aller seiner Kreuzungen, und rückblickend können wir ihm zustimmen: die Kreuzungen, die er außer acht ließ, waren in der Tat solche unter innerartlichen Varianten.

Als er den Pollen der Hybridenpflanzen unter dem Mikroskop betrachtete, stellte er fest, daß in fast allen Fällen die einzelnen Körner geschrumpft, ja bloß leere Hülzen waren. Kein Wunder, daß die Bestäubung erfolglos verlief. Gut ausgebildete Pollenkörner fand er lediglich in ein paar Fällen, und in diesen konnte er einige Pflanzen der F_2 -Generation erzeugen. Bei Rückkreuzungen, d. h. wenn er die Bastardpflanzen mit dem Pollen einer der beiden Elternarten bestäubte, war die Fruchtbarkeit größer. Setzte er solche Rückkreuzungen eine Reihe von Generationen lang fort, so erhielt er schließlich

Pflanzen, die von der Ausgangsart nicht zu unterscheiden waren. Er beschrieb dieses Resultat in einer etwas wunderlichen Ausdrucksweise, und zwar sagte er, er sei imstande gewesen, die ursprüngliche Art wiederherzustellen.

Bei seinen anderen Kreuzungsexperimenten, zum Beispiel mit verschiedenen Arten von Gartennelken (*Dianthus*), war die Verminderung der Fruchtbarkeit manchmal weniger drastisch, und es war viel leichter, F_2 - und F_3 -Generationen zu erzeugen; im Prinzip aber waren die Ergebnisse immer dieselben. Jede Art war, manchmal in stärkerem Maße, manchmal in geringerem, aber immer durch eine Fruchtbarkeitsschranke geschützt. Dies hatte Buffon schon in seinen Untersuchungen über das Maultier und andere Tierbastarde gezeigt, aber es war noch nicht verallgemeinert worden.

Ein weiterer wichtiger Befund, zu dem Kölreuter kam, betraf das Aussehen der Hybriden der ersten und zweiten Generation sowie der Rückkreuzungen. Er stellte fest, daß die F_1 -Hybriden alle mehr oder weniger ähnlich waren und hinsichtlich der meisten ihrer Merkmale zwischen den beiden Elternarten lagen. Wie es oft formuliert wurde, waren die Merkmale der Elternart in den F_1 -Nachkommen „vermischt“ worden. F_2 -Hybriden dagegen zeigten eine große Variabilität, und einige hatten mehr Ähnlichkeit mit ihren Großeltern als mit ihren eigenen Eltern (der F_1 -Generation). Diese Befunde wurden in den darauffolgenden hundert Jahren zwischen Kölreuter und Mendel immer wieder erneut bestätigt, zumindest soweit es Artkreuzungen betrifft.

Kölreuter gehörte der Schule an, die meinte, eine wissenschaftliche Erklärung in der Biologie müsse physikalischer oder chemischer Art sein, um zu überzeugen. Daher erklärte er den Unterschied zwischen der F_1 - und der F_2 -Generation mit Hilfe eines chemischen Modells. So wie eine Säure und eine Base ein neutrales Salz bilden, sagte er, so verbindet sich in einem F_1 -Hybriden das weibliche „Samenmaterial“ mit dem männlichen „Samenmaterial“, um eine „Verbindung“ zu bilden. In den F_2 -Hybriden verbinden sich diese Samenmaterialien nicht in gleichen Proportionen, so daß eine Vielfalt von Nachkommen produziert wird, von denen einige mehr dem einen, andere mehr dem anderen Großelter ähneln. Er konnte nicht erklären, warum dies so war, aber es ist klar, daß er das Sich-Verbinden des elterlichen „Samenmaterials“ nicht als ein Verschmelzen verstand. Soweit ich weiß, hat überhaupt kein erfahrener Pflanzenzüchter (mit Ausnahme Nägelis) jemals die Mischvererbung als einen ausschließlichen Mechanismus verfochten.

Kölreuter wußte wohl, daß die F_2 -Hybriden bei einigen Kreuzungen in drei Typen zerfallen, von denen zwei den beiden Großelternarten entsprachen und der dritte dem F_1 -Hybriden ähnelte. Da seine Aufmerksamkeit jedoch dem Artproblem galt und nicht einzelnen Merkmalen, fand Kölreuter nur wenige Fälle solch deutlicher Segregation. Sein Hauptanliegen war, zu beweisen, daß die Bastardierung von zwei Arten keine dritte Art erzeugte, und mit wenigen Ausnahmen ist dieser Schluß heute noch ebenso gültig wie vor zweihundert Jahren. Die einzigen Ausnahmen sind Allotetraploide, die 150 Jahre nach Kölreuter entdeckt wurden.

Kölreuters peinlich genaue Berichte über seine vielen Kreuzungen erfüllen uns mit Bewunderung, nicht nur wegen seines Fleißes, sondern auch wegen des Scharfsinns seiner Forschungen. Er bewies schlüssig, daß Blüten steril sind, wenn man den Pollen daran hindert, den Stempel der weiblichen Blüte zu erreichen; daraus folgt, daß das männliche Samenmaterial zur Befruchtung notwendig war. Anhand des Vergleichs zahlreicher Merkmale von Hybriden mit denen der beiden Elternarten und der Erzeugung reziproker Hybriden bewies er als erster, daß die beiden Elternteile gleiche Beiträge lei-

steten, was auch daraus hervorging, daß die F_1 -Hybriden intermediär waren. Er bewies somit eindeutig die Bedeutung sowohl der Sexualität als auch der Befruchtung, die zu seiner Zeit immer noch umstritten waren. Außerdem widerlegte er in überzeugender Weise die Präformationstheorie und zwar die ovistische wie auch die spermistische.

Für einen modernen Menschen ist es selbstverständlich, daß sowohl Vater als auch Mutter zum genetischen Besitz des Kindes beitragen. Sonderbarerweise war dies für frühere Generationen bei weitem nicht so selbstverständlich. Die Ungewißheit geht bis in das klassische Altertum zurück, wo mit männlichem Chauvinismus dem Vater die wichtigsten charakterbildenden Qualitäten zugeschrieben wurden und wo, in den Schriften von Aristoteles und anderen, der Vater die Form beitrug und die Mutter lediglich das von der Form gestaltete Substrat. Im 17. und 18. Jahrhundert wurden diese Probleme in hoffnungsloser Weise mit dem Problem der Entwicklung vermischt. Gab es eine Präformation (oder sogar Präexistenz) des Keims oder eine „Epigenese“ des ungestalteten Eis? Die Vertreter der Präformationstheorie mußten sich zwangsläufig für eine der beiden Theorien entscheiden: entweder war der präexistierende Embryo im Ei lokalisiert („Ovisten“) oder im Spermium („Spermisten“). Fast alle führenden Biologen des 17. und 18. Jahrhunderts (Malpighi, Spallanzani, Haller, Bonnet) waren Ovisten und schrieben daher die Mehrheit des genetischen Potentials dem weiblichen Elternteil zu. Van Leeuwenhoek und Boerhaave gehörten zu den Spermisten, was zumindest bei van Leeuwenhoek, als Mitentdecker des Spermatozoon, verständlich war.

Wie diese außerordentlich gut unterrichteten und intelligenten Autoren solch einseitige Theorien haben konnten, ist schwer zu erklären. Sie alle müssen gewußt haben, daß beim Menschen zum Beispiel jedes Kind eine Mischung der Züge beider Eltern ist. Sie wußten, daß die Mulatten, das Resultat einer Kreuzung zwischen einem Weißen und einem Schwarzen, ein Zwischending von beiden war. Sie wußten, daß Arthybriden, wie das Maultier, das ein Bastard von Pferd und Esel ist, intermediär waren. Alle diese wohlbekannten Tatsachen und andere mehr widerlegten eindeutig nicht nur einen naiven Glauben an Präexistenz (*emboitement*), sondern auch jegliche Vorstellung, daß entweder nur das Männchen oder nur das Weibchen zu den Nachkommen beitrugen. Und doch erschütterten diese Beobachtungen weder die Ovisten noch die Spermisten; es war, als verwahrten sie diese Beobachtungen in zwei nicht miteinander verbundenen Abteilungen des Gehirns.

Einige ihrer Zeitgenossen waren aufgeschlossener. Buffon sah deutlich, daß sowohl Vater als auch Mutter einen genetischen Beitrag leisteten; vor allem aber war es P. M. de Maupertuis, der eine Vererbungstheorie entwickelte, die als ein Vorausahnen späterer Entwicklungen angesehen werden kann (Glass, 1959; Stubbe, 1965). Maupertuis vertrat eine pangenetische Theorie, die sich auf die Vorstellungen von Anaxagoras und Hippokrates gründete, und postulierte, daß Partikel („Elemente“) sowohl seitens des Vaters als auch seitens der Mutter für die Merkmale der Nachkommen verantwortlich seien. Die meisten Komponenten dieser Theorie finden sich in den späteren Theorien von Naudin, Darwin und Galton wieder.

So grundlegend Kölreuters Befunde für das Verständnis der Sexualität und der Reproduktion bei Pflanzen auch waren, es wäre ein Fehler, ihn als einen Vorläufer Mendels zu betrachten. Kölreuter sah die Essenz einer Art immer in monolithischer Weise. Gerade die Tatsache, daß seinen Beobachtungen nach die F_1 -Hybriden in den meisten Fällen zwischen beiden Elternarten lagen, schien ihm diese holistische Interpretation zu bestätigen. Zu keiner Zeit teilte er den Phänotyp in einzelne Merkmale auf und verfolgte

das Schicksal *eines* Merkmals in verschiedenen Kombinationen über mehrere Generationen. Genau dies aber war erforderlich, um genetische Gesetze aufstellen zu können, wie Mendel und de Vries als erste erkannten.

Kölreuter verdient unsere Bewunderung, und zwar nicht nur wegen der Bedeutung seiner Befunde über Blütenbiologie und das Wesen von Hybriden, sondern auch, weil sein experimenteller Ansatz eine exzellente Planung und Durchführung erkennen läßt, die bei seinen Zeitgenossen fehlt. Leider war er, wie viele Pioniere, den Interessen seiner Zeit viel zu weit voraus und verwandte einige seiner elegantesten Experimente auf die Demonstration von etwas, das uns heute offensichtlich erscheint, die Sexualität der Pflanzen.

Kölreuters Befunde bei Arthybriden standen in solchem Maße im Widerspruch zu dem bestehenden Dogma, und sie waren derart neuartig und revolutionär, daß sie von seinen Zeitgenossen nicht akzeptiert wurden. Noch 1812 und 1820 wurden gelehrte Bände veröffentlicht, in denen die Existenz der Sexualität geleugnet und die Glaubwürdigkeit von Kölreuters Experimenten in Zweifel gezogen wurde. Angesichts dieser Situation setzten Akademien in Preussen und Holland in den zwanziger und dreißiger Jahren Preise aus, um eine Antwort auf die Frage der Bastardierung bei Pflanzen und ihrer Anwendung zur Erzeugung nützlicher Varietäten und Arten zu finden. Dies war der Anstoß für die Forschungen von Wiegmann, Gärtner, Godron, Naudin, Wichura und anderen Hybridenzüchtern, die von Roberts (1929), Stubbe (1965, S.97–110) und Olby (1966, S.37–54, 62–66) hervorragend beschrieben worden sind. Alle diese Arbeiten erfolgten in der Tradition Kölreuters. Sie befaßten sich mit der Sexualität der Pflanzen und dem Wesen der Art.

Nur einige der Kreuzungen erfolgten zwischen innerartlichen mendelschen Varietäten, doch wie auch im Falle Kölreuters wurden die Resultate, selbst wenn sie veröffentlicht worden waren, nicht energisch weiterverfolgt. Alle diese Autoren bestätigten immer wieder Kölreuters Resultate, etwa die intermediäre Situation und relative Uniformität der F_1 -Generation, die stärkere Variabilität der F_2 -Generation (mit deutlichen Anzeichen einer Rückkehr zu den Elternarten), die Identität reziproker Kreuzungen, einen gewöhnlich mehr oder weniger gleichen Beitrag von sowohl Vater als auch Mutter zu den Merkmalen des Hybriden und das gelegentliche Auftreten von somatischem Bastardluxurieren („hybrid vigor“) selbst bei sterilen Hybriden. Eindeutige Mendelsche Segregation kam selbst in der F_2 -Generation selten vor, was nicht überraschend ist, da Artunterschiede häufig, wenn nicht sogar meistens außerordentlich polygen sind. Abgesehen davon waren Kölreuters *Nicotiana*-Arten sowie auch viele der Arten, mit denen die anderen Hybridenzüchter arbeiteten, Polyploide, und häufig war die Chromosomenzahl in einem Elter größer als in dem anderen, und dann überwog der Elter mit dem größeren Chromosomensatz in der äußeren Erscheinung des Bastards.

Es muß immer wieder betont werden, daß es diesen Forschern nicht um die Entdeckung der die Vererbung einzelner Merkmale regelnden Gesetze ging. Ihr Anliegen war vielmehr die Essenz der Arten als Gesamtheit, und in gewissem Grad verstanden sie dies besser als diejenigen, die die Bohnensackgenetik der frühen Mendelschen Periode betrieben. Die große Kluft, die für die Evolutionsbiologie in der Zeitspanne zwischen 1900 und der evolutionären Synthese der dreißiger Jahre bezeichnend war, läßt sich zum Teil bis zu einigen der Querströmungen unter den Pflanzenhybridenzüchtern im frühen 19. Jahrhundert zurückverfolgen.

Gärtner

Carl Friedrich von Gärtner (1772–1850) war der bei weitem gelehrteste und fleißigste unter den vor-mendelschen Bastardzüchtern. In seinem Hauptwerk (1849) faßt er die Resultate von nahezu 10000 einzelnen Kreuzungsversuchen unter 700 Arten zusammen, aus denen 250 verschiedene Artbastarde hervorgingen. Darwin sagte von diesem Werk, „Es enthält mehr wertvollen Stoff als die Arbeiten aller anderen Autoren zusammen, und würde große Dienste leisten, wenn es besser bekannt wäre“.

Wenn die Behauptungen der Induktivisten richtig wären, so hätte die riesige Menge an Information, die Gärtner zusammengetragen hatte, zu zahlreichen Verallgemeinerungen Anlaß geben sollen. Doch war dies nicht der Fall. Weder Darwin, der dieses Werk sorgfältig studierte, noch ein anderer Zeitgenosse sah aus den von Gärtner vorgelegten Daten irgendwelche Gesetze hervortreten. De facto stellte Gärtner dieselben Fragen, wie Kölreuter fast hundert Jahre vor ihm, und er war es im großen und ganzen recht zufrieden, einfach nur die Resultate seiner Kreuzungen zu beschreiben. Vielleicht kann man ihm ein zweifelhaftes Kompliment machen, wenn man sagt, er habe derart schlüssig gezeigt, welche Antworten sich mit diesen Fragen erhalten ließen und welche nicht, daß er das Feld freimachte für einen gänzlich neuen Ansatz. Wir wissen, daß Mendel, der ein Exemplar von Gärtners Buch besaß, es mit größter Sorgfalt studierte, und es ist mehr als wahrscheinlich, daß ihm dieses Werk bei der Formulierung der neuen Fragen half, die zu seinem spektakulären Durchbruch führten. Unter den Tausenden von Kreuzungen, die Gärtner durchführte, waren ein paar zwischen innerartlichen Varietäten von Erbsen und Mais. Hier war Gärtner, wie wir sehen werden, in der Tat ein Vorläufer Mendels.

Gärtner war nicht der einzige deutsche Pflanzenbastardzüchter seiner Zeit, aber die anderen (wie Wiegmann oder Wichura) arbeiteten ebenso innerhalb des traditionellen Rahmens und waren daher nicht imstande, unserem Verständnis der Vererbung etwas von Bedeutung hinzuzufügen.

Naudin

Der französische Hybridenzüchter Charles Naudin (1815–1899) [3] unterschied sich von Gärtner darin, daß er eine definitive Theorie besaß; in seinen Grundvorstellungen aber war er nicht allzu weit von ihm entfernt. Naudin war der Ansicht, daß es ein ganz und gar unnatürlicher Vorgang sei, die Essenzen zweier Arten durch Bastardierung zusammenzubringen. Diese Widernatürlichkeit kam in der Unfruchtbarkeit der Bastarde und in der Rückkehr späterer Hybridengenerationen zu der einen oder anderen Elternart zum Ausdruck. Es gab keine Vermischung der elterlichen Essenzen. Abgesehen davon behandelte Naudin die Artessenz als Gesamtheit und nicht als Mosaik aus unabhängigen Merkmalen, wie es Mendel später in seiner Arbeit tat. Einige von Naudins Arten waren offenbar bloße Mendelsche Varietäten (z. B. von *Datura*) und hier erhielt Naudin allem Anschein nach deutliche Mendelsche Proportionen, die jedoch mit seiner Interpretation einer perfekten Segregation der elterlichen Essenzen völlig im Einklang standen. Obgleich die Resultate einiger seiner Kreuzungen, etwa die Uniformität der ersten und die Variabilität der zweiten Hybridengeneration, somit recht „Mendelsche“ Resultate waren, war Naudin kein Vorläufer Mendels, weder in der Theorie noch in der Me-

Beweis ist [4]. Das gleiche gilt für seinen Landsmann D. A. Godron (1807–1880), der sich ausschließlich mit denselben Fragen (Bastardsterilität, Rückkehr der Hybriden zum Elterntypus usw.) befaßte, mit denen sich Kölreuter fast hundert Jahre früher beschäftigt hatte. Wie seine anderen Veröffentlichungen zeigen, galt sein Hauptinteresse dem Wesen der Art.

Die Pflanzenzüchter

Parallel zu den Aktivitäten der Arthybridenzüchter entwickelte sich eine völlig andere Tradition: die der praktisch arbeitenden Pflanzenzüchter. Ihr Ziel, das ausschließlich der praktischen Nutzenanwendung diente, bestand darin, die Produktivität der Kulturpflanzen zu verbessern, ihre Widerstandsfähigkeit gegenüber Krankheit und Frost zu steigern und neue Varietäten zu züchten. Obgleich sich diese Züchter ebenfalls der Artkreuzungen bedienten, war ihr Hauptanliegen die Kreuzung von Varietäten, von denen viele, wie wir heute sagen würden, sich nur in einem oder wenigen Mendelschen Merkmalen unterschieden. Mit sehr viel größerem Recht als die Pflanzenhybridenzüchter kann man diese Pflanzenzüchter als die direkten Vorgänger Mendels betrachten.

Der eine von ihnen war Thomas Andrew Knight (1759–1853), der vor allem mit Obstbaumvarietäten arbeitete. Er ist für uns insofern besonders interessant, als er die Brauchbarkeit der Saaterbse (*Pisum sativum*) als genetisches Material erkannte, denn „die zahlreichen völlig permanenten Varietäten der Erbse, ihr jährlicher Lebenszyklus, und der deutlich unterschiedliche Charakter in Gestalt, Größe und Farbe vieler ihrer Varietäten, veranlaßten mich vor vielen Jahren dazu, sie für eine lange Versuchsreihe auszuwählen, mit der ich in Erfahrung bringen wollte, welche Auswirkungen es hat, wenn man den Pollen einer Varietät in die vorbereitete Blüte einer anderen einführt“ (1823). Diese spezielle Eignung der eßbaren Erbse war anscheinend unter den Pflanzenzüchtern (einschließlich Gärtners) wohlbekannt, und das war zweifellos der Grund, weshalb Mendel schließlich seine Anstrengungen hauptsächlich auf diese Art konzentrierte. Knight war ein sorgfältiger Experimentator, der die Staubgefäße immer aus den Blüten entfernte, bevor er den Pollen von anderen Pflanzen auftrug, und unbestäubte oder offen bestäubte Blüten zur Kontrolle benutzte. Er beschrieb sowohl Dominanz als auch Segregation (bei Rückkreuzungen), doch zählte er die verschiedenen Sorten von Samen nicht, die er erhalten hatte, und errechnete somit keine Spaltungszahlen.

Zwei Zeitgenossen von Knight, Alexander Seton (1824) und John Goss (1820), bestätigten Dominanz und Segregation und bewiesen die Konstanz von Pflanzen, die wir heute als rezessiv bezeichnen würden. Einige Experimente dieser drei Züchter waren widersprüchlich; sie wußten nicht, daß in der F_1 -Generation der Erbse das Aussehen der Samenhülse (durchsichtig oder undurchsichtig) von der Mutter bestimmt wird, während die Farbe der Erbse selbst (die Keimblätter) von der genetischen Konstitution beider Eltern determiniert ist. Gärtner traf später bei Kreuzungsversuchen mit Mais auf ähnliche Schwierigkeiten mit der Samenhülse (Perikarp), was mit dafür verantwortlich war, daß es ihm nicht gelang, ständig strikt Mendelsche Zahlenverhältnisse zu erhalten. Das Rätsel wurde erst viele Jahre später gelöst: das Endosperm entsteht durch die Verschmelzung von zwei mütterlichen Kernen und einem Pollennukleus und kann daher väterliche Merkmale zeigen; diese Erscheinung (die später von de Vries und Correns erforscht wurde) bezeichnen die Pflanzengenetiker als *Xenia* (Dunn, 1966).

Der entscheidende Unterschied zwischen den Artbastardzüchtern und den zahlreichen Pflanzenzüchtern (siehe Roberts, 1929) bestand darin, daß die letzteren häufig einzelne Merkmale studierten und deren Schicksal über eine Reihe von Generationen hinweg verfolgten. Besonders erfolgreich wurde diese neue Methodik von dem französischen Landwirt Augustin Sageret (1763–1851) angewandt. Bei der Kreuzung von zwei Varietäten der Melone *Cucumis melo* ordnete er die Merkmale in einem Satz von jeweils fünf Paaren an:

Fleisch gelb	Fleisch weiß
Samen gelb	Samen weiß
Äußere Schale netzartig geädert	Äußere Schale glatt
Rippen ausgeprägt	Rippen kaum angedeutet
Geschmack süß	Geschmack süß-sauer
Varietät 1	Varietät 2

Die Bastarde, die er erhielt, waren durchaus nicht intermediär zwischen beiden Eltern; vielmehr bestand bei jedem Merkmal eine nahe Ähnlichkeit entweder mit dem einen oder mit dem anderen Elter. Sageret kam zu dem Schluß, „daß die Ähnlichkeit eines Bastards mit seinen beiden Eltern im allgemeinen nicht in einer engen Verschmelzung der verschiedenen, jedem der Elter eigenen Merkmale besteht, sondern vielmehr in einer gleichen oder ungleichen Verteilung der unveränderten Merkmale; ich sage gleich oder ungleich, weil diese Verteilung weit davon entfernt ist, in allen Bastardindividuen der gleichen Herkunft gleich zu sein, und da unter ihnen eine sehr große Vielfalt besteht“ (1826, S. 302).

Bei der Beschreibung seiner Kreuzungen bezeichnete er die Merkmale des einen oder anderen Elters klar als „dominant“. Niemand vor ihm hatte diese Terminologie in derart eindeutiger Weise gebraucht. Sageret bestätigte nicht nur das Phänomen der Dominanz und entdeckte die unabhängige Segregation unterschiedlicher Merkmale, er erkannte darüber hinaus auch vollauf die Bedeutung der Rekombination: „Man kann die Einfachheit der Mittel nicht genug bewundern, mit der die Natur sich selbst mit der Fähigkeit ausgestattet hat, ihre Erzeugnisse endlos zu variieren und Monotonie zu vermeiden. Zwei dieser Mittel, Vereinigung und Segregation von Merkmalen, auf verschiedene Weisen miteinander kombiniert, können zu einer unendlichen Anzahl von Varietäten führen“. Sageret erkannte ebenfalls, daß bei diesen Kreuzungen gelegentlich ancestrale Merkmale zum Vorschein kommen, „für die das Potential bestand, deren Entwicklung aber vorher nicht begünstigt worden war“. Wie wir sehen werden, war Darwin später stark an solchen Reversionen interessiert. Leider verfolgte Sageret seine einfallsreichen und innovierenden Forschungen niemals weiter.

In den letzten Jahren ist oft gefragt worden, warum diese Pflanzenzüchter, die doch anscheinend so kurz vor einer genetischen Theorie standen, an dieser Stelle stehenblieben. Zahlreiche Antworten sind darauf gegeben worden, die in der Mehrheit jedoch sichtlich falsch sind. Gewiß war es nicht mangelndes Verständnis der Zytologie, das dafür verantwortlich war, da weder Mendels Erklärung auf einer zytologischen Theorie beruhte, noch eine solche Theorie voraussetzte.

Daß es diesen Züchtern nicht gelang, eine genetische Theorie zu entwickeln, kann auch nicht fehlerhaften Techniken zugeschrieben werden, denn mehrere von ihnen verhinderten mit skrupulöser Sorgfalt unerwünschte Bestäubungen und führten peinlich genau Kontrollversuche durch. Man hat das Empfinden, daß sie zufrieden damit waren, lediglich deutliche Resultate zu erhalten. Sie versäumten es ganz einfach, nach den zugrundeliegenden Mechanismen zu fragen; wenn sie dies getan hätten, wie Mendel später, so hätten sie in der Tat ihre Methode um das sorgfältige Zählen der Nachkommen und das Berechnen von Spaltungszahlen erweitern müssen. Mit anderen Worten, ihr Fehler (wenn wir es so nennen wollen) bestand letztlich darin, daß sie nicht die entscheidenden Fragen stellten. Sie versäumten dies, da sie nicht in Begriffen variabler Populationen dachten. Eine Interpretation im Sinne des Populationsdenkens war eine unerläßliche Voraussetzung dafür, das Problem der Vererbung mit neuen Ideen anzupacken.

Und doch hatten sowohl die Hybriden- als auch die Pflanzenzüchter gegen Mitte des 19. Jahrhunderts eine breite Grundlage gelegt. Sie hatten zweifellos die Mehrheit der Fakten festgestellt, die für eine genetische Theorie notwendig waren, etwa gleicher Beitrag seitens beider Eltern, Dominanz, relative Uniformität der ersten Filialgeneration (F_1), Segregation (verstärkte Variabilität von F_2) und die Tatsache, daß reziproke Kreuzungen gewöhnlich identisch sind.

Die Bühne war vorbereitet für das Erscheinen, früher oder später, einer außergewöhnlich begabten Persönlichkeit, die Fragen stellen würde, welche vorher noch nicht gestellt worden waren, und die diese Fragen mit neuen Methoden beantworten würde. Diese Persönlichkeit war Gregor Mendel.

15 Die Keimzellen, Träger der Vererbung

Wenn man sagt, daß ein Kind dieses oder jenes Merkmal von einem seiner Eltern geerbt hat, so postuliert man einen Vorgang, der die Kontinuität zwischen einer Generation und der nächsten herstellt. In der Tat ist, Kontinuität der Kern des gesamten Vererbungsbegriffs. Die Griechen des klassischen Altertums hatten bereits eine vage Vorstellung, daß geschlechtliche Vereinigung der Schlüssel zur Lösung des Problems der Vererbung war, auf welche Weise aber das „genetische Material“ (wie es später genannt wurde) von einer Generation zur nächsten übertragen wurde, war ganz und gar Gegenstand der Spekulation (siehe Kapitel 14). Einige der vorgeschlagenen Theorien waren höchst unwahrscheinlich, denn die Vererbung physischer und verhaltensmäßiger Merkmale war bei weitem zu präzise und detailliert, um in Begriffen wie „Wärme“ oder „Pneuma“ oder anderen verallgemeinerten physikalischen Kräften erklärt zu werden, wie die meisten der frühen Philosophen dies vorschlugen. Die Schule von Hippokrates scheint der Wahrheit viel näher gekommen zu sein, als sie die Vererbung als etwas beschrieb, das auf der Übertragung von Samenstoff beruhte. Eine qualitative Vererbungstheorie wurde von Lukretius vorgebracht, demzufolge die Qualitäten von Haar, Stimme, Gesicht und anderen Teilen des Körpers durch die Mischung von Atomen bestimmt werden, die in dem von den Ahnen ererbten Samen enthalten sind. Alle Beobachtungen über Vererbung deuteten darauf hin, daß etwas Qualitativ-Partikelhaftes übertragen wurde, daß dieses aber, was auch immer es war, weitaus zu klein war, um mit bloßem Auge gesehen werden zu können. Erst mußte sich ein völlig neuer Zweig der Biologie entwickeln, die Zytologie, bevor man der Herausforderung, die Natur des genetischen Materials zu erkennen, begegnen konnte. Die Entwicklung dieser neuen Disziplin war erst möglich, nachdem das Mikroskop erfunden und auf das Studium der Zellen angewandt worden war[1].

Daß für die Entwicklung eines neuen Individuums Eier notwendig sind, war seit langem offensichtlich gewesen, und auch, daß der männliche Samen ebenfalls wichtig ist, war bereits im klassischen Altertum eine weitverbreitete Vorstellung und wurde mehr oder weniger sogar von der Mehrheit der sogenannten Ovisten im 17. und 18. Jahrhundert zugestanden. Definitiv bewiesen wurde das jedoch erst in den sechziger Jahren des 18. Jahrhunderts. Die Ähnlichkeit, wenn nicht völlige Übereinstimmung der bei reziproken Kreuzungen erzeugten Bastarde (etwa bei Kölreuters Experimenten) führte unausweichlich zu dem Schluß, daß die genetischen Beiträge von Vater und Mutter gleichwertig sind. Diese Erkenntnis warf neue Fragen auf: Wie konnten Eier und Spermatozoen (oder Pollenkörner) gleichwertig sein, wo sie doch in Größe und Gestalt so auffällig verschieden waren? Wo im männlichen und weiblichen Körper wird der Samenstoff produziert, der als Überträger der elterlichen Merkmale funktioniert? Und wie ist der

Samenstoff strukturiert, daß er in der Lage ist, die komplexen Merkmale eines Individuums auf seine Nachkommen zu übertragen? Diese Fragen ließen sich erst mit der Zelltheorie beantworten.

Die Entdeckung, daß alle Lebewesen (genauer gesagt, nur die Eukaryonten) aus Zellen und Zellprodukten bestehen, wurde durch einen der größten technologischen Fortschritte in der Geschichte der Biologie ermöglicht, nämlich durch die Erfindung des Mikroskops. Die ersten einfachen Mikroskope waren allem Anschein nach um etwa 1590 von einigen holländischen Brillenmachern erfunden worden, aber erst 1665 beschrieb und zeichnete Hooke in seinem Werk *Micrographia* einige Poren und kastenähnliche Strukturen, die in einer dünnen Korkscheibe zu sehen waren. Mehr und bessere Bilder wurden von Nehemia Grew in den Jahren 1672 bis 1682 und von Malpighi 1675 und 1679 veröffentlicht. Was diese Autoren sahen, waren Wände, wie das Wort „Zelle“ deutlich macht, und nichts wurde über die biologische Bedeutung ihrer Entdeckung gesagt. Bald darauf gaben Erforscher tierischer Gewebe (insbesondere von Embryonen), wie Swammerdam (1737), C. F. Wolff (1764), Meckel (1821), Oken (1805; 1839) und andere, Beschreibungen von Kügelchen und Blasen. Heute kann man nicht mehr feststellen, welche der beobachteten Kügelchen echte Zellen waren und welche Artefakte (Baker, 1948; Pickstone, 1973). Anderthalb Jahrhunderte mußten nach Hookes erster Beschreibung vergehen, bis ein wirklicher Fortschritt im Studium der Zellen gemacht wurde; dieser Fortschritt war technologisch der Konstruktion verbesserter Mikroskoplinsen zu verdanken.

In der Zwischenzeit hatte eine Reihe von Autoren – zum Teil vielleicht durch atomistische Spekulationen in den exakten Wissenschaften angeregt – danach zu fragen begonnen, welches die elementarsten Komponenten des menschlichen (und tierischen) Körpers sein könnten. Nach dem Dogma des Hippokrates besteht der Körper aus Flüssigkeiten und festen Stoffen, und Boerhaave und andere Anatomen und Physiologen des 18. Jahrhunderts waren der Ansicht, diese festen Stoffe bestünden aus sehr kleinen Fasern [2]. Haller war ein Hauptvertreter der Fasertheorie, die auch von Erasmus Darwin übernommen wurde. Obgleich die Fasertheorie falsch war, kommt ihr das Verdienst zu, die Frage nach dem grundlegenden Baumaterial des Körpers in den Mittelpunkt der Aufmerksamkeit gerückt zu haben.

Die verschiedenen Autoren schlugen Fasern, Kügelchen oder Zellen vor, und die Befunde von Botanikern und Zoologen schienen sich oft zu widersprechen, so daß es ganz offensichtlich notwendig war, diesen Bereich der Biologie zu vereinheitlichen. Mit der Entstehung der Histologie wurde diese Notwendigkeit sogar noch dringender. Bichat hatte 21 verschiedene Kategorien von tierischem Gewebe erkannt: bestanden sie aus denselben Bausteinen? Wenn ja, welches waren diese Bausteine? Die Suche nach einem gemeinsamen Element schien in jenen Tagen der idealistischen Morphologie besonders wichtig zu sein.

In den zwanziger und dreißiger Jahren des 19. Jahrhunderts begann man in England, Frankreich, Deutschland und Österreich, Mikroskope herzustellen, und bald gehörten diese Instrumente zur regulären Ausstattung jedes besseren Laboratoriums. Die neuen Geräte enthielten eine Reihe moderner Verbesserungen und regten die mikroskopische Forschung auf noch nie dagewesene Weise an. Diese Forschungen machten nicht nur deutlich, ein wie großer Teil der Behauptungen des 18. Jahrhunderts auf Artefakten beruhte; sie zeigten darüber hinaus, was wichtiger war, daß mehr an Zellen dran war als eine Wand. Bis zu jener Zeit war das Wort „Zelle“ (wie es von Haller und Lamarck ge-

braucht worden war) wenig mehr als ein Name. Man sah sie weitgehend als ein strukturelles Element an, mit Betonung auf der Zellwand; über die Funktion wurde nichts gesagt. Nur allmählich erlaubte die verbesserte Anwendung der Instrumente den Forschern, ihre Aufmerksamkeit dem Zelleninhalt zuzuwenden. Dabei stellte man fest, daß lebendige Zellen nicht leer, sondern mit einer klebrigen Flüssigkeit gefüllt sind, die der französische Zoologe Dujardin (1835) *Sarkode* und Purkinje (1839) und Mohl (1845) *Protoplasma* nannten. Protoplasma war weit mehr als ein technischer Ausdruck für den Zellinhalt (außer dem Zellkern). Sieht man sich die populäre Literatur der Epoche genauer an, so stellt man fest, daß das Protoplasma weithin in vitalistischer Art als „Lebensstoff“ verstanden wurde. Es galt als das zugrundeliegende Baumaterial alles Lebendigen und wurde fast hundert Jahre lang als der reale Träger aller physiologischer Prozesse interpretiert.

Später, als die Biochemie den Inhalt der Zellen genau zu analysieren begann, wurde deutlich, daß es keine einheitliche Substanz gab, die den Namen Protoplasma verdiente; aber erst mit der Einführung des Elektronenmikroskops, nach 1940, erkannte man, welch ein komplexes Aggregat von Strukturen der Inhalt der Zellen ist, und daß sie Funktionen hatten, wie sie sich die frühen Erforscher des Protoplasmas nicht einmal im Traum hätten einfallen lassen. Der Name „Protoplasma“ ist inzwischen praktisch aus der biologischen Literatur verschwunden, und die Ansammlung von Zellstrukturen und Zellflüssigkeiten um den Zellkern herum wird heute mit Köllikers Ausdruck als *Zytoplasma* bezeichnet. Die Bedeutung der Zellwand verlor mehr und mehr an Gewicht, und schließlich wiesen Leydig (1857) und M. J. S. Schultze (1861) nach, daß Tierzellen keine Zellwand besaßen, daß viele von ihnen lediglich von einer Membran umschlossen sind.

Das andere ins Auge fallende Element des Zellinhalts ist der Zellkern. Obgleich schon seit langem, mindestens seit dem Anfang des 18. Jahrhundert Zellkerne in Pflanzenzellen und sogar in einigen Tierzellen beobachtet worden waren, kommt das Verdienst, als erster (1833) den Zellkern als eine reguläre Komponente der lebenden Zelle angesehen zu haben, dem britischen Botaniker Robert Brown (1773–1858) zu. Die Funktion des Zellkerns blieb jedoch ungewiß, und seine Rolle in der Zelle wurde zuerst falsch interpretiert. Bis in die siebziger Jahre des 19. Jahrhunderts galten Zelle und Protoplasma fast als Synonyme, und man hielt den Zellkern für eine unwichtige Komponente der Zelle, die vorhanden oder abwesend sein konnte. Ja, man glaubte, daß er in den meisten Zellen während eines Teils der Kernzyklus fehle. Diese Folgerung war verständlich, da der von einer Membran umgebene kugelförmige Zellkern während der Zellteilung verschwindet.

Die Schwann-Schleiden'sche Zelltheorie

Gegen Ende der dreißiger Jahre des 19. Jahrhunderts verdichteten sich die Ungewißheiten hinsichtlich der Zelle zu zwei wichtigen Fragen: Welches ist die Rolle der Zelle im Organismus? Und: Wie entstehen neue Zellen? Eine vorläufige Antwort auf diese Fragen gab die Schwann-Schleidensche Zelltheorie.

Der einflußreichste Zytologe der Epoche war der Botaniker J. J. Schleiden (1804–1881). Mit großem Enthusiasmus rekrutierte er nicht nur den Zoologen Theodor Schwann (1810–1882) für die zytologische Forschung, er förderte auch einige der führenden jungen Botaniker des Jahrhunderts, wie Hofmeister und Nägeli. Er war es, der

den jungen Carl Zeiss dazu anregte, seine später so wichtige optische Firma zu gründen, und ihm genug Aufträge gab, um den Erfolg zu sichern. (Als die Zeit dafür reif war, zahlte Zeiss seine Schulden gegenüber der Biologie mit Zinsen und Zinseszinsen zurück, indem er bessere optische Instrumente, insbesondere Mikroskope, erfand.)

Schleiden gehörte der Generation junger deutscher Biologen an, die heftig auf die Naturphilosophie reagierten und stattdessen alles auf reduktionistische physikalisch-chemische Art zu erklären versuchten (Buchdahl, 1973). Es war für ihn undenkbar, auf die Frage „Wie entstehen neue Zellen?“ die Antwort „aus prä-existierenden Zellen“ zu geben. Dies hätte zu sehr nach Präformation geklungen, und die Präformationstheorie stand zu jener Zeit gründlich in Mißkredit. Folglich wandte Schleiden das Prinzip der Epigenese auf die Zellbildung an und stellte 1838 eine Theorie der „freien Zellbildung“ auf. Als ersten Schritt bei der Zellbildung schlug er die Bildung eines Zellkerns durch Kristallisierung aus körnigem Material des Zellinhalts vor [3]. Dieser Zellkern würde wachsen und schließlich eine neue Zelle um sich herum bilden, wobei die äußere Zellmembran zur Zellwand werden würde (Schleiden stellte dies ausführlich dar: 1842, S. 191). Neue Zellkerne konnten sich innerhalb bestehender Zellen bilden oder sogar innerhalb einer formlosen organischen Flüssigkeit kristallisieren. Während der darauffolgenden zwanzig Jahre ging ein größerer Streit darum, ob es tatsächlich derartige freie Zellbildung gäbe oder nicht, und schließlich war die Antwort negativ. Obgleich nachgewiesen wurde, daß Schleiden unrecht gehabt hatte, brachte er die Zytologie entschieden einen Schritt weiter, da er die Aufmerksamkeit auf ein Problem lenkte und eine prägnante, überprüfbare Theorie vorschlug. Langfristig gesehen wichtiger war sein Beharren darauf, die Pflanze bestehe ausschließlich aus Zellen und alle die außerordentlich mannigfaltigen strukturellen Elemente der Pflanzen seien Zellen oder Zellprodukte.

In einer klassischen Veröffentlichung *Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen* (1839) zeigte Schwann, daß Schleidens Folgerung auch auf Tiere zutrifft. (Unabhängig davon wurde dies im gleichen Jahr 1839 auch von Oken behauptet.) Schwann untersuchte embryonale tierische Gewebe und verfolgte ihre anschließende Entwicklung; auf diesem Wege gelang ihm der Nachweis, daß sogar solche Gewebe zellulären Ursprungs waren, die, wenn sie voll ausgewachsen sind, keine Spur eines solchen Ursprungs zeigen (z. B. Knochensubstanz). Die Tatsache, daß sowohl Tiere als auch Pflanzen aus denselben Grundelementen bestehen, nämlich den Zellen, war ein zusätzlicher Beweis für die Einheit des Lebens und wurde als eine der großen biologischen Theorien gefeiert – die Zelltheorie. Sie trug mit dazu bei, dem (von Lamarck und Treviranus geprägten) Ausdruck „Biologie“, der bis dahin weitgehend ein unerfülltes Programm gewesen war, Substanz zu verleihen.

So wichtig diese neue Einsicht auch war, ist man doch etwas verblüfft über die ungeheure Aufregung, die die Zelltheorie verursachte. Zu jener Zeit verstand noch niemand die Zelle und die Funktionen des Zellkerns oder des Zytoplasmas wirklich. Der Name „Zelltheorie“ wurde vorwiegend auf Schleidens Theorie der freien Zellbildung angewandt (Virchow, 1858), und vielleicht übte die Idee einer rein physikalisch-chemischen Bildung von Zellkernen und Zellen (durch Kristallisation) in dem vorherrschenden Klima eines extremen Physikalismus und Reduktionismus eine große Anziehungskraft aus.

Die Tatsache, daß Brücke und andere die Zellen als „elementare Organismen“ bezeichneten, läßt auf einen ganz anderen Grund schließen. Diese Vorstellung war offensichtlich durch die idealistische Morphologie beeinflusst. Geradeso wie Goethe alle Teile

der Pflanze auf das Blatt „reduzierte“, so reduzierte Brücke alle Teile eines beliebigen Organismus auf die Zelle. In der Tat nannte Wigand (1846) die Zelle die *eigentliche Urpflanze*.

Einige dieser Aussagen (auch ähnliche Feststellungen anderer Autoren) haben einen fast vitalistischen Beigeschmack. Dies hatte eine Reaktion unter den Physikalisten zur Folge, wie die Erklärung von Sachs (1887) bestätigt, die Zelle sei ein Phänomen von nur zweitrangiger Bedeutung, da die gestaltenden Kräfte in der gesamten organischen Substanz wohnten. Andere wieder hielten nicht sehr viel von der Zelle, weil für sie das Protoplasma die Grundsubstanz des Lebens war. Es ist klar, daß die Zelle nicht in ein Erklärungsmodell paßte, das die Universalität von „Kräften“ zur Grundlage hatte. Behauptungen wie die von Sachs stießen auf den heftigen Widerstand von E. B. Wilson, etwa in seiner Einführung zu *The Cell* (1896).

Unabhängig davon, was sie für die verschiedenen Autoren bedeutete, trug die Zelltheorie zur solideren Begründung der Einheit der Welt des Lebens bei. Außerdem führte sie zu der Vorstellung der Organismen als Republiken elementarer lebender Einheiten. „Der Charakter und die Einheit des Lebens kann nicht an einem bestimmten Punkte einer höheren Organisation gefunden werden, z. B. im Gehirn des Menschen“ (Virchow, 1858, S. 12); stattdessen ist das Leben in gleicher Weise in jeder Zelle vorhanden. Irgendwie hielt man dies damals für ein starkes Argument gegen den Vitalismus. Ob Virchow durch ähnliche Ideen Okens beeinflusst war oder nicht, bleibt noch zu untersuchen.

Für Schwann und Schleiden war die Zelle immer noch primär ein Strukturelement, aber bereits in den vierziger Jahren des 19. Jahrhunderts unterstrichen andere Autoren die physiologische, insbesondere entwicklungsmäßige, ernährende Rolle der Zellen. In dem Maße, wie die Kenntnis der Zellen und ihrer Bestandteile (speziell des Zellkerns) wuchs, verschob sich die Bedeutung des Konzepts „Zelltheorie“ allmählich. Ein unmittelbarer Effekt von Schleidens Theorie war, daß sie außerordentlich aktive Forschungen über Zellteilung bei Tieren und Pflanzen anregte. 1852 wies Remak (1815–1865) nach, daß das Froschei eine Zelle ist, und daß neue Zellen in dem sich entwickelnden Froschembryo durch die Teilung zuvor bestehender Zellen entstehen. Er lehnte die freie Zellbildung mit Nachdruck ab. Dabei hatte er die Zustimmung von Rudolf Virchow (1855), der für viele normale und pathologische tierische und menschliche Gewebe zeigte, daß alle Zellen durch Teilung aus zuvor existierenden Zellen entstanden. Er begründete „als allgemeines Princip . . ., daß überhaupt keine Entwicklung de novo beginnt, daß wir also auch in der Entwicklungsgeschichte der einzelnen Theile, gerade wie in der Entwicklung ganzer Organisationen, die Generatio aequivoca zurückweisen“ (Virchow, 1858, S. 25).

Kölliker, wie auch mehrere Botaniker kamen zu ungefähr derselben Zeit zu demselben Ergebnis, wenn es auch wegen Schleidens Autorität eine Weile dauerte, bis es sich in der Biologie durchsetzte. Im Jahre 1868 (II, S. 370) war es für Darwin immer noch ungewiß, ob freie Zellbildung stattfindet oder nicht. Mit der Zeit jedoch akzeptierten alle Virchows berühmten Aphorismus *omnis cellula e cellula* (1855), der besagt, daß jede Zelle immer wieder nur aus einer Zelle hervorgehen kann, obgleich die Einzelheiten des Teilungsvorganges, insbesondere des Zellkerns, zu jener Zeit noch nicht verstanden waren (siehe weiter unten, unter „Mitose“).

Mit dieser neuen Interpretation der Zelle war der Weg bereitet für eine neue Betrachtung des Befruchtungsprozesses. Wenn alle Teile des Körpers aus Zellen bestehen, gilt dies dann auch für die Gonaden (Ovarien und Hoden)? Und wie ist das mit dem männ-

lichen und weiblichen „Samenstoff“? Besteht er aus Zellen? Wie verschieden sind die männlichen und weiblichen Geschlechtszellen? Natürlich waren diese Fragen zu Beginn nicht so gut formuliert, aber sie waren die logische Konsequenz der Zelltheorie, und mit der Zeit wurde deutlich, daß man keine lebensfähige Vererbungstheorie entwickeln konnte, solange die Rolle der Zellen bei der Befruchtung nicht geklärt war. In diesen Jahrzehnten entwickelte sich die Vorstellung der Keimzellen.

Die Bedeutung von Sexualität und Befruchtung

Daß es bei den Tieren zwei verschiedene Geschlechter gab, war seit den frühesten Zeiten bekannt, war doch die Analogie zum Menschen nicht zu übersehen [4]. Daß es auch bei Pflanzen zwei Geschlechter gab oder zumindest, daß die geschlechtliche Fortpflanzung bei den Pflanzen fast universell verbreitet ist, war eine viel spätere Entdeckung. Allerdings ist die Sexualität bei einigen diöcischen Pflanzenarten (d. h. bei Arten, bei denen ein Individuum nur männliche, und ein anderes nur weibliche Blüten hat) recht offensichtlich; dieses Wissen wurde bereits im alten Assyrien benutzt, wo man weibliche Dattelpalmen mit Pollen aus den Blüten männlicher Bäume befruchtete (siehe Kapitel 14).

Nach Ende des Mittelalters spekulierte N. Grew (1672) über die Rolle des Pollens als Träger der Befruchtung. Doch erst mit der Veröffentlichung von Rudolf Jakob Camerarius' (1665–1721) *De sexu plantarum epistola* (1694) wurde die geschlechtliche Natur der Pflanzenfortpflanzung sicher begründet. Camerarius bezeichnete die Antheren eindeutig als die männlichen Geschlechtsorgane und den Stempel (und damit verbundene Teile der Blüten) als die weiblichen Geschlechtsorgane und betonte, daß der Pollen für die Befruchtung notwendig sei, wie er anhand von Experimenten festgestellt habe. Er war sich voll auf der Tatsache bewußt, daß die geschlechtliche Fortpflanzung bei den Pflanzen das genaue Gegenstück zur geschlechtlichen Fortpflanzung bei den Tieren war. Er stellte einige scharfsinnige Fragen danach, welche Rolle genau die Pollenkörner während der Befruchtung spielten: „Es wäre höchst wünschenswert ... wenn wir von denen, die Zugang zu Mikroskopen haben, lernen könnten, welches der Inhalt von Pollenkörnern ist, wie weit sie in den weiblichen Apparat eindringen, ob sie unversehrt die Stelle erreichen, an der der Samen [das Sperma] empfangen wird, und was sie ausstoßen, wenn sie aufbrechen“ (1694, S. 30). Diese Herausforderung wurde anschließend von Kölreuter und anderen Hybridenzüchtern aufgenommen, aber erst die Arbeiten von Amici, Hofmeister und Pringsheim (von 1830 bis 1856; siehe Hughes, 1959, S. 59–60, und weiter unten) brachten eine vollständige Klärung.

Camerarius kannte auch die Rolle des Windes bei der Bestäubung und wußte, daß unter gewissen Bedingungen Samenansatz auch dann vorkommen kann, wenn die Bestäubung verhindert wurde. Seine *Epistola* hatte großen Einfluß auf seine Zeitgenossen und war allem Anschein nach dafür verantwortlich, daß im 18. Jahrhundert immer mehr Versuche unternommen wurden, auf experimentellem Wege Pflanzenarten zu kreuzen – die schließlich in den Arbeiten von Linnaeus und Kölreuter gipfelten (siehe Kapitel 14 und Zirkle, 1935). Dennoch wurde die Sexualität der Pflanzen bis ins 19. Jahrhundert hinein lange in weiten Kreisen geleugnet.

Sogar Kölreuter und Linnaeus legten nicht genügenden Nachdruck auf die universelle Verbreitung der geschlechtlichen Fortpflanzung bei den Pflanzen und darauf, daß bei der Mehrheit der Pflanzenarten Fremdbestäubung unbedingt notwendig ist. Genau-

so wenig war man sich allgemein darüber im klaren, daß Pflanzen mit „Blüten“ (wie der Laie sie versteht) ausnahmslos von Tieren bestäubt werden. 1795 veröffentlichte Christian Konrad Sprengel (1750–1816) eine klassische Abhandlung über die Bestäubung von Blüten durch Insekten, in der er alle diese Punkte betonte. Doch sein Werk lag so weit außerhalb des Rahmens der gängigen Vorstellungen und üblichen Interessen der Epoche, daß fast keine Notiz von ihm genommen wurde. Der bemerkenswerteste Aspekt des Werkes ist, daß Sprengel sorgfältig die zahlreichen wechselseitigen Anpassungen von Blüten und Insekten beschrieb, die eine Fremdbefruchtung erleichtern oder Selbstbefruchtung unmöglich machen. Es war die erste „Blütenbiologie“, eine Tatsache, die Darwin zum Beispiel gebührend zu würdigen wußte (*Origin*, S. 98; 1862). Eine naheliegende Folgerung aus Sprengels Werk – auch wenn sie erst mehr als ein Jahrhundert später gezogen wurde – ist die, daß in Arten mit geschlechtlicher Fortpflanzung die Individuen nicht Typen oder reine Linien sind, sondern Angehörige von Populationen.

Das Wesen der Befruchtung

Nachdem die Zelltheorie aufgestellt war, hätte man annehmen sollen, daß nun gefragt werden müsse, ob sich die neue Theorie auch auf Eier und Spermatozoen ausdehnen ließ. Für die Spermatozoen, die von Baer noch für parasitäre Würmer im Samen gehalten hatte, geschah dies sehr rasch. Bereits 1841 wies Kölliker nach, daß sie Zellen sind, wie sich durch das Studium der Spermiogenese zeigen läßt. Im Falle des Eis verliefen die Dinge langsamer. Weder von Baer, der 1827 das Säugetierei entdeckte, noch Purkinje, der 1830 den großen Zellkern des ovarialen Eis (das er Germinalvesikel nannte) nachwies, erkannten die zelluläre Natur dieser Strukturen. Erst 1852 zeigte Remak, daß das Froschei eine einzelne Zelle ist, und dieses Ergebnis dehnte Gegenbaur 1861 auf die Eier aller Wirbeltiere aus, indem er demonstrierte, daß die Dotterkörnchen keine Zellen waren.

Zurückblickend sollte man meinen, daß die Erkenntnis, welcher Natur die Befruchtung bei den Tieren ist, nicht lange auf sich warten lassen würde, sobald man einmal erkannt hatte, daß das Ei eine Zelle ist, und ebenso das Spermatozoon. Natürlich, würde man sagen, ist Befruchtung die Verschmelzung dieser beiden Keimzellen, wodurch ein neues Individuum entsteht. Tatsächlich jedoch bedurfte es vieler Jahrzehnte, bevor man zu dieser Einsicht kam. Zu demselben Schluß hätte man auf Grund der Beobachtungen von Kölreuter, Amici, Mendel und anderen über die Bestäubung bei den Pflanzen kommen müssen. Von 1824 bis 1873 wurde eine Beobachtung nach der anderen gemacht, die darauf hindeutete – nur, um entweder unbeachtet zu bleiben oder auf eine Weise ausgelegt zu werden, die in unseren Augen von der Beobachtung deutlich widerlegt zu werden scheint. Noch 1840 bezweifelte ein so fortschrittlicher Botaniker wie Schleiden die Sexualität bei den Pflanzen. Aber dann, in den Jahren von 1873 bis 1884 fügte sich plötzlich alles richtig zusammen. Warum hatte es so lange so große Auslegungsschwierigkeiten hinsichtlich des Phänomens der Befruchtung gegeben?

Es gibt viele Gründe, der wichtigste ist aber vielleicht, daß dieses Phänomen sowohl in die Funktions- als auch in die Evolutionsbiologie gehört. Die Embryologen waren von der Tatsache beeindruckt, daß ein unbefruchtetes Ei lange unverändert im gleichen Zustand verharren kann, ohne sich zu teilen, und sich erst zu entwickeln beginnt, wenn es befruchtet worden ist. Sie schrieben dem Spermatozoon daher eine rein mechanische

Rolle zu; das ist zwar in dem Ausnahmefall der Pseudogamie in der Tat richtig, wo das Zuführen des Sperma so funktioniert wie das Hineinstecken einer Münze in einen Automaten. Wer dagegen an der Vererbung interessiert war, sah in der Befruchtung einen Prozeß, der eine Vermischung des väterlichen und mütterlichen Erbgutes zur Folge hat. Es überrascht nicht, daß die Vertreter solch divergierender Auffassungen der Befruchtung auch völlig verschiedene erklärende Modelle verfochten. Daß die Befruchtung eine doppelte Bedeutung hat und daß die entgegengesetzten Interpretationen beide richtig waren, erkannte man erst in den letzten beiden Jahrzehnten des 19. Jahrhunderts.

Da der Meinungsstreit über die Befruchtung zu den interessantesten Kontroversen in der Geschichte der Biologie gehört und eine direkte Konfrontation der Erforscher der unmittelbaren und der letzten Ursachen zur Folge hatte, scheint es mir der Mühe wert zu sein, die gegensätzlichen Argumente kurz darzustellen.

Trotz aller Unterschiede in den Einzelheiten postulierten die Befruchtungstheorien vom klassischen Altertum bis in das frühe 19. Jahrhundert, daß die Mutter eine einzige, mehr oder weniger einförmige, materielle Substanz (die später als „ovum“ bezeichnet wurde) zu der Nachkommenschaft beisteuerte, wohingegen der Vater irgendeine Kraft beifügte, die mit Pneuma, Wärme oder irgendwelchen physikalischen oder Vitalkräften zu tun hatte; sie sollten die Entwicklung des Eis auslösen. Noch 1764 nahm Wolff an, Pollen und tierischer Samen diene lediglich als geläuterte, für die Anregung von Wachstum und Entwicklung des Embryos notwendige Nahrung. Selbst von Baers (1828) Darstellung hat einen bemerkenswert aristotelischen Beigeschmack. In der Vorstellung von Aristoteles steuerte das Weibchen das Material bei, während das Männchen die wirksamen, formenden und finalen Ursachen beitrug.

Diese Interpretation schien bestätigt zu werden, als Bonnet im Jahre 1740 entdeckte, daß sich die Eier von Blattläusen (Aphididae) auch ohne die Präsenz von Männchen entwickeln können (Parthenogenese). Es bestand kein Zweifel, daß das Entwicklungspotential der Eier durch eine generative Kraft ausgelöst werden konnte, die von dem Weibchen selbst ausgeübt wurde. Diese Entdeckung war für Bonnets Zeitgenossen schockierend, die Forschungen des 19. Jahrhunderts aber ergaben, daß solche „Jungferntezeugung“, d. h. Entwicklung aus unbefruchteten Eiern, im Tierreich weitverbreitet war, entweder als jahreszeitlich bedingte (wie bei Blattläusen und Rädertierchen) oder als permanente Erscheinung (Churchill, 1979). In den vierziger Jahren des 19. Jahrhunderts entdeckte man einen besonderen Typ von Parthenogenese (Arrhenotokie) bei den Hymenopteren, bei dem aus unbefruchteten Eiern haploide männliche Nachkommen erzeugt wurden. Der Entdecker dieses außergewöhnlichen Vorganges war Johann Dzierzon, ein Zeitgenosse Mendels und wie dieser katholischer Geistlicher, Schlesier von Geburt, und Bienenzüchter aus Liebhaberei. Mit erfinderischen Kreuzungsexperimenten zwischen deutschen und ligurischen Bienen untermauerte er seine Hypothese (1845), daß Drohnen aus unbefruchteten Eiern der Honigbiene entstünden. Im Pflanzenreich ist ein uniparentaler Reproduktionsvorgang (Apomixis), analog zur Parthenogenese, sogar noch weiter verbreitet. Dort stiftete er in der Frühzeit der Genetik viel Verwirrung (siehe Mendels *Hieracium*-Kreuzungen, Kapitel 16). Die besondere Rolle der Parthenogenese als evolutionäre Strategie ist in den letzten Jahren viel erörtert worden [5].

Man kann in der Geschichte der Biologie immer wieder beobachten, daß Probleme ihre Höhe- und Tiefpunkte haben, und dies gilt auch für die Befruchtung. Nach den großartigen Anfängen durch Camerarius, Kölreuter und Sprengel kam im ersten Viertel

des 19. Jahrhunderts eine Flauté. Als dann in den dreißiger und vierziger Jahren die Befruchtung wieder die Aufmerksamkeit auf sich zu ziehen begann, geschah dies während einer Epoche des extremen Physikalismus. Nach von Liebig hingen alle chemischen Vorgänge von der heftigen Molekülerregung ab, die durch den engen Kontakt von zwei Substanzen und den Partikeln, aus denen sie sich zusammensetzten, ausgelöst wird (Coleman, 1965). T. L. W. Bischoff (1847) drückte das deutlicher aus, indem er es auf die Befruchtung anwandte: „Der Saamen wirkt beim Contact bei Berührung, durch katalytische Kraft, d. h. er konstituiert eine in einer bestimmten Form der Umsetzung und inneren Bewegung begriffene Materie, welche Bewegung sich einer anderen Materie, dem Eie ... mittheilt, und in ihr eine gleiche und ähnliche Lagerungsweise der Atome hervorruft“.

Man dachte weder an ein Eindringen des Spermatozoon in das Ei, noch an einen Effekt der Bewegungen der Spermatozoa selbst. Alles war durch „molekulare Erregung“ bedingt. Diese Interpretation paßte so hübsch in das mechanistisch-reduktionistische Dogma, das damals in den Schulen von Schwann, du Bois-Reymond und Ludwig vorherrschend war, daß sie fast universell übernommen wurde. Einer der wichtigsten Vertreter dieser Theorie war der große Morphologe Wilhelm His, der alle biologischen Phänomene auf Chemie, Mathematik und vor allem auf die Mechanik reduzieren wollte. „Das befruchtete Ei trägt in sich die Erregung zum Wachstum. ... In der Wachstums-erregung aber liegt ... der gesammte Inhalt erblicher Übertragung von väterlicher sowohl als von mütterlicher Seite. Nicht die Form ist es, die sich überträgt, noch der specifisch formbildende Stoff, sondern die Erregung zum formerzeugenden Wachstum, nicht die Eigenschaften sondern der Beginn eines gleichartigen Entwicklungsprocesses“ (1874, S. 152). Es gehört zu den Tragödien der Biologie und der Biochemie, daß His einen so starken Einfluß auf das Denken seines Neffen, F. Miescher ausübte, war dies doch zum Teil dafür verantwortlich, daß Miescher die Bedeutung seiner eigenen Entdeckung der Nukleinsäure völlig verkannte (siehe Kapitel 19). Noch 1899 konnte Jacques Loeb schreiben: „Die Ionen und nicht die Nukleine in dem Spermatozoon sind für den Befruchtungsvorgang wesentlich“.

Unter dem mächtigen Einfluß der physikalischen Auslegung der Befruchtung ließ man eine Beobachtung nach der anderen unbeachtet, obgleich sie die reduktionistische Interpretation deutlich widerlegten oder zumindest zeigten, daß sie nur eine Teillösung anbot. Lassen Sie mich einen kurzen Überblick über die Geschichte der Entdeckungen geben, die schließlich den Schlüssel zum Rätsel der Befruchtung lieferten.

Der Befruchtungsprozeß

Die erste Frage, die es zu beantworten galt, lautete, ob es die Samenflüssigkeit als Ganzes oder aber die Spermatozoen in dieser Flüssigkeit es waren, die die Befruchtung bewirkten. Schon in den achtziger Jahren des 18. Jahrhunderts führte Spallanzani Experimente durch, die ihn zu der richtigen Antwort hätten führen sollen, dies aber nicht taten. Männliche Frösche, denen man kleine Höschen angezogen hatte, die einen Teil der Samenflüssigkeit, nicht aber die Spermatozoen durchließen, waren nicht fähig, die Eier der Weibchen, mit denen sie gepaart wurden, zu befruchten. 1824 veröffentlichten zwei schweizerische Physiologen, J. L. Prévost und J. B. Dumas, die Resultate einer Reihe erfinderischer und entscheidender Experimente über Frösche, in denen sie schlüssig nach-

wiesen, daß die Spermatozoen das befruchtende Element waren und die Samenflüssigkeit lediglich das Vehikel. Die Präsenz von Spermatozoen im Innern von befruchteten Eiern wurde von M. Barry 1843 für Kaninchen und von G. Newport 1851 für den Frosch gezeigt, obgleich keiner der beiden Autoren das tatsächliche Eindringen eines Spermatozoon in ein Ei beobachtet hatte oder imstande war, sein zukünftiges Schicksal voraussagen. Ihre Beobachtungen konnten daher die physikalischen Befruchtungstheorien nicht verdrängen. 1854 zeigte Thuret für *Fucus* (einen gemeinen Riementang), daß bewimperte Spermatozoiden das Ei umgaben und in es eindrangen. Aufgrund dieser Beobachtung war er sogar imstande, künstliche Befruchtungen vorzunehmen.

Die erste überzeugende Beschreibung des Befruchtungsvorganges stammt von N. Pringsheim (1856) und bezieht sich auf die Süßwasseralge *Oedogonium*. Pringsheim beobachtete wirklich das Eindringen des männlichen Gameten in das Oogonium der weiblichen Alge und zog aus dieser Beobachtung die korrekten Schlüsse, daß

1. die erste Zelle (die Zygote) des neuen Organismus durch die Verschmelzung der männlichen Gamete und der weiblichen Eizelle gebildet wird und
2. die Befruchtung durch ein einziges Spermatozoid erfolgt.

Da die Geschlechtlichkeit der Kryptogamen zu jener Zeit noch umstritten war, wurde diese Beobachtung trotz der Eindeutigkeit von Pringsheims Demonstration ebenfalls nicht zur Kenntnis genommen. Die Lage wurde nicht besser, als in den fünfziger und sechziger Jahren des 19. Jahrhunderts mehrere Autoren betonten, das Gedeihen würde verbessert, wenn der Keim das Produkt der Befruchtung durch mehrere Pollenkörner war.

Es war Mendel (Brief an Nägeli, 3. Juli 1870), der es sich zur Aufgabe machte, „die Ansicht ... Darwins zu widerlegen, daß zur genügenden Befruchtung eines Ovulum ein einziges Pollenkorn nicht ausreichend sei“. (Darwins Ansicht beruhte weitgehend auf einer falschen Auslegung der Arbeiten von Naudin, der in Wirklichkeit die „Ein-Pollenkorn“-Hypothese vertrat). Bei seinen Versuchen mit *Mirabilis jalapa* erhielt Mendel aus der Befruchtung mit einzelnen Pollenkörnern 18 gut entwickelte Samen. „Die Mehrzahl dieser aus diesem Samen gezogenen Pflanzen ist ebenso üppig ausgebildet, als die aus freier Selbstbefruchtung stammenden“. Damit löste Mendel das Problem ohne den Schatten eines Zweifels; doch leider wurde diese Korrespondenz aufgrund des mangelnden Interesses von seiten Nägelis erst fünfunddreißig Jahre später veröffentlicht (Correns, 1905).

Andere Forscher klärten gleichzeitig die Reihenfolge der Schritte bei dem Befruchtungsvorgang der Pflanzen. 1823 sah J. B. Amici ein isoliertes Pollenkorn einen Pollenschlauch austrecken, und etwa 1846 konnte er zeigen, daß nach der Ankunft des Pollenschlauchs eine Eizelle in dem Ovulum dazu stimuliert wurde, sich zu einem Embryo zu entwickeln. Weder er, noch Hofmeister, der 1849 die Aufeinanderfolge der Schritte bestätigte, hatten auch nur die geringste Vorstellung davon, welche Rolle der Pollenschlauch spielte!

In der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts waren die Botaniker Pioniere in der Zellforschung gewesen. Doch nach etwa 1850, als geeignete Methoden der Gewebefixierung verfügbar wurden, übernahmen die Tierzytologen die Führung [6]. Das Fehlen der Zellwand bei tierischen Zellen machte es viel leichter, sich auf den Zellkern und seine Veränderungen während der Zellteilung zu konzentrieren, und abgesehen davon wurde die Befruchtung nicht durch Phänomene wie Pollenschlauch, Embryosack usw. kompliziert.

Nachdem Köl liker und Gegenbaur bewiesen hatten, daß sowohl Ei als auch Spermatozoon Zellen waren, und nachdem die Zelle neu definiert worden war als Zellkern, der in Protoplasma gebettet ist, waren alle Voraussetzungen geschaffen, um die Frage stellen zu können: Was geschieht mit dem männlichen und dem weiblichen Zellkern und mit dem männlichen und weiblichen Protoplasma, wenn das Spermatozoon in das Ei eindringt?

Man kann sagen, daß während des ersten Vierteljahrhunderts nach 1850 die Ansichten über Befruchtung zwei alternative Theorien widerspiegeln: die Kontakttheorie und die Verschmelzungstheorie. Die Physikalisten, die in der Befruchtung eine Übertragung von Erregung sahen, meinten, der bloße Kontakt von Spermatozoon und Eizelle sei das Wesentliche bei der Befruchtung, und wenn man lediglich an dem Einsetzen der Furchung der befruchteten Eier (d. h. an der unmittelbaren Kausalität) interessiert ist, so ist dies eine akzeptable Erklärung. Man mußte jedoch reichlich leichtgläubig und total desinteressiert an den letzten Ursachen sein, um die These zu akzeptieren, daß ein bloßer Austausch von Erregungen die Kombination mütterlicher und väterlicher Merkmale in den neugebildeten Individuen erklären könne. Der Widerstand gegen diese Ansicht wurde bestärkt durch die Befunde der zunehmend präziseren mikroskopischen Analyse des Befruchtungsprozesses. Er führte schließlich dazu, daß die Kontakttheorie der Physikalisten aufgegeben wurde.

Die Rolle des Zellkerns

Obgleich zu jener Zeit bereits weithin bekannt war, daß das Spermatozoon zum großen Teil aus Kernmaterial bestand, wurde die Folgerung, daß der Zellkern wirklich das entscheidende Element bei der Befruchtung ist, anfangs nicht allgemein akzeptiert. Der Grund für dieses Zögern war die allgemeine Überzeugung, das Spermatozoon löse sich auf, sobald es in das Ei eingetreten sei. Zwar hatten manche Autoren in einem frisch befruchteten Ei zwei Zellkerne gesehen; einer von ihnen hatte sogar beobachtet, wie sie verschmolzen, aber sie versäumten es, daraus zu folgern, daß einer dieser Nuklei nichts anderes war als das wieder zu einem Nukleus gewordene Spermatozoon.

Zwei technische Entwicklungen trugen viel zur endgültigen Lösung bei. Die eine war die Einsicht, daß weder das Säugetier- noch das Vogelei für Befruchtungsstudien besonders günstig waren. Infolgedessen testeten die Zoologen die Eier zahlreicher anderer Lebewesen und erkannten schließlich, daß je nach dem speziellen Problem, das es zu lösen galt – ob Befruchtung, Mitose oder Chromosomenkontinuität – mehrere andere Arten weit besser geeignet waren. Sogar noch wichtiger war die rasche Entwicklung der Mikroskopstechnik.

Mikroskope und Linsen wurden fortwährend verbessert; die Entwicklung gipfelte schließlich in der Einführung der Ölimmersionslinse im Jahre 1870. Etwa 1866 erfand Wilhelm His das Mikrotom, und in den darauffolgenden Jahren wurden neue Typen von Mikrotomen entwickelt, die die Präparierung immer dünnerer Schnitte erlaubten. Auch neue Methoden der Fixierung verschiedener biologischer Materialien wurden entdeckt, und schließlich machte die Erfindung der Anilinfarbstoffe eine breite Skala neuer Farben verfügbar, viele von ihnen mit einer höchst spezifischen Affinität für bestimmte Zellkomponenten oder Moleküle. Diese technischen Fortschritte erhöhten die Menge sichtbarer mikroskopischer Details um mindestens eine Größenordnung.

Vielleicht die ersten, die beobachteten und verstanden, daß der Zellkern der Zygote durch die Verschmelzung des Einukleus mit dem aus einem Spermatozoon stammenden männlichen Zellkern entstand, waren Bütschli (1873; 1875) und Auerbach (1874), die mit Fadenwürmern (Nematodes), und Schneider (1873), der mit einem Plattwurm (Platyhelminthes) arbeiteten, aber ihre etwas beiläufigen Beobachtungen fanden nicht die gebührende Aufmerksamkeit. Es war Oskar Hertwig, der das Wesen der Befruchtung ein für alle Mal bewies. Mit ausgezeichneten Instrumenten bewaffnet, studierte er im Frühjahr des Jahres 1875 den Befruchtungsvorgang an dem mediterranen Seeigel *Toxopneustes (= Paracentrotus) lividus*. Die Eier dieser Art sind klein, haben sehr wenig Dotter und sind daher sogar bei starken Vergrößerungen transparent. Sowohl Ei als auch Sperma waren leicht zu konservieren, zu fixieren und zu färben. Hertwig demonstrierte eindeutig, daß der zweite, unmittelbar nach der Befruchtung in dem Ei beobachtete Zellkern von einem Spermatozoon stammte. Er zeigte ebenfalls, daß nur ein einziges Spermatozoon an der Befruchtung beteiligt ist. Und schließlich wies er nach, daß der männliche und der weibliche Zellkern zu einem einzigen Zellkern verschmelzen und durch nachfolgende Teilungen alle Zellkerne des sich entwickelnden Embryo hervorbringen. Der Zellkern der befruchteten Eizelle (Zygote) verschwindet niemals, und zwischen ihm und allen Zellkernen in dem sich neu entwickelnden Organismus besteht eine vollkommene Kontinuität, wie bereits von Schneider, Bütschli und anderen gezeigt worden war. Flemming drückte dies in einem prägnanten Aphorismus aus: *Omnis nucleus e nucleo*.

Während der siebziger und frühen achtziger Jahre des 19. Jahrhunderts erreichte die zytologische Forschung eine Aktivität wie kein Zweig der Wissenschaft zuvor: „Zu jener Zeit war es nicht ungewöhnlich, daß die führenden Zytologen, von denen die meisten in deutschen Laboratorien arbeiteten, bis zu sieben Abhandlungen in einem Jahr veröffentlichten“ (Hughes, 1959, S. 61). Hertwigs Darstellung (1876) enthielt immer noch einige Irrtümer und wurde daher von den anderen führenden Erforschern der Befruchtung (zu den Einwänden von van Beneden und Strasburger, siehe die Fachliteratur) nicht sofort angenommen. Doch wurden diese Fehler bald korrigiert, und Hertwigs gültige Beobachtungen von den großartigen Untersuchungen Herman Fols (1845–1892) bestätigt. Fol beschrieb sehr richtig die beiden Reifeteilungen des Einukleus (siehe unten) und konnte durch seine enorme Beharrlichkeit das tatsächliche Eindringen eines Spermatozoons in das Ei beobachten. Er bestätigte vollkommen, daß sich der männliche Zellkern mit dem weiblichen vereinigt und daß daraus, wie Hertwig behauptet hatte, alle Zellkerne des neuen Organismus hervorgingen. Fol löste im Experiment die gleichzeitige Befruchtung durch mehrere Spermatozoen aus und zeigte, daß dieser Vorgang immer zu aberranten Teilungen und zu nicht lebensfähigen Larven führt. Normale Befruchtung wird stets durch ein einziges Spermatozoon bewirkt (Fol, 1879), was Mendels Beobachtungen an Pflanzen bestätigte. Von diesem Zeitpunkt an waren fast alle Erforscher der Befruchtung bei Tieren und Pflanzen darin einig, daß die Verschmelzung der Zellkerne der entscheidende Vorgang ist.

Diese Ergebnisse widerlegten endgültig die Behauptungen der Physikalisten, das Wesentliche an der Befruchtung sei eine Übertragung von Erregung. Zwar bewiesen die natürliche wie auch die chemisch induzierte Parthenogenese, daß der Teilungsprozeß ohne Befruchtung ausgelöst werden konnte. Aber echte Befruchtung besteht immer in der Vermischung des Materials, das in den männlichen und weiblichen Gametennuklei enthalten ist. Das Akzeptieren dieser Folgerung war lediglich eine Manifestation der

sich in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts ausbreitenden Rebellion gegen die Dogmen des Physikalismus. Die übermäßige und ziemlich lähmende Beschäftigung mit Kräften, Bewegungen und Mengen wurde verdrängt von einer wachsenden Erkenntnis der Bedeutung von Form und Qualität. Eine ähnliche Emanzipation fand ungefähr gleichzeitig in der Chemie statt (Fruton, 1972). Dennoch war in den siebziger Jahren des 19. Jahrhunderts die Faszination der „Kräfte“ immer noch so groß, daß viele Zytologen dem „Fortbewegungsapparat“ der Zelle, Aster und Spindelfasern, weit mehr Aufmerksamkeit schenkten als Zellkern und Chromosomen. Andere aber erkannten klar, daß eine Mischung von Substanzen die wahre Natur der Befruchtung ausmachte und daß diese Einsicht einen völlig neuen Komplex von Fragen aufwarf, wie wir im nächsten Abschnitt sehen werden. Am meisten aber ermutigte, ja erforderte, diese Erkenntnis ein Studium der Mikrostruktur von Zelle und Zellkern.

Die materielle Grundlage von Variation und Vererbung

Als man gegen Ende des 18. und Anfang des 19. Jahrhunderts die Bedeutung der Variation zu erkennen begann, fing man auch an, Fragen nach ihrer Verursachung zu stellen. Die Variation kann jeden Aspekt eines Organismus betreffen, jeden seiner sogenannten Merkmale, ob morphologischer oder nicht morphologischer Art. Es mußte irgendein zugrundeliegendes Element geben, irgendein physiologisches oder chemisches Element, das diese Variation verursachte. Anfangs war nicht einmal deutlich, welche Fragen man stellen sollte, und nur, wenn man von heute aus zurückblickt, ist es möglich, sie präzise zu formulieren.

Die Fragen, die es zu beantworten galt, waren: Wird die Gesamtheit der Merkmale (einer Art) von einer einzigen, einförmigen, artspezifischen Substanz gesteuert, oder wird jedes Merkmal von einem getrennten Partikel bestimmt, das unabhängig variieren kann? Ist das genetische Material „soft“, d. h. kann es sich während der Lebenszeit des Individuums oder durch Fortpflanzung allmählich verändern, oder ist es vielmehr völlig konstant („hard“) und nur plötzlich und radikal veränderlich, mittels einer „Mutation“, wie man dies später nannte? Wie werden die Erbpartikel im Körper gebildet? Bleiben die von Vater und Mutter während der Reproduktion beigetragenen Partikel nach der Befruchtung unversehrt oder verschmelzen sie völlig?

Dies waren die vordringlichsten Fragen über Fortpflanzung und Vererbung, die man in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts stellte. Einige der brilliantesten Geister in der Geschichte der Biologie zerbrachen sich den Kopf über sie und es gelang ihnen, die Zahl der möglichen Antworten sehr stark einzugrenzen. Sie brachten viele scharfsinnige Hypothesen vor, einige korrekt, andere nicht, stellten aber immer wieder fest, daß sie vor scheinbar unlösbaren Widersprüchen standen. Wie hätten sie auch nur im geringsten die letzte Antwort auf ihre Fragen ahnen können, die fast ein Jahrhundert später von der Molekularbiologie gefunden wurde? Diese Antwort besagt, daß das genetische Material lediglich eine „Blaupause“ ist, ein Bauplan, ein Informationsprogramm, keineswegs Teil des sich entwickelnden Organismus, und chemisch recht verschieden von ihm. Aber es war ein langer Weg, bis diese Einsicht endlich erreicht war. Kehren wir in das Jahr 1850 zurück.

Das Protoplasma war erst vor kurzem benannt und als die Grundsubstanz der lebenden Organismen verkündet worden, als postuliert wurde (Brücke, 1861), das Protoplas-

ma könne seine Funktionen unmöglich erfüllen, es sei denn, es sei aus „elementaren Einheiten“ zusammengesetzt, einer Art struktureller Elemente. In der Tat erkannten alle, die etwas tiefer über Vererbung nachdachten, daß die Zelle als Gesamtheit nicht das Grundelement der Vererbung sein könnte. Schließlich ist jede Gamete nur eine einzige Zelle, und wie konnte solch eine einzelne Zelle, als Einheit, die zehntausend oder mehr Unterschiede in den Merkmalen eines Individuums steuern?

Vorläufer des Genkonzepts

Von den sechziger Jahren des 19. Jahrhunderts bis 1900 war die Natur der Strukturelemente in Zytoplasma und Nukleus der Gegenstand endloser Spekulationen [7], von denen die meisten wenig oder überhaupt keine experimentelle oder beobachtungsmäßige Grundlage besaßen. Diese Orgien hemmungsloser Spekulation in der Zeitspanne zwischen Spencer (1864) und Weismann (1892) standen völlig im Gegensatz zu dem Klima der vorangehenden dreißig Jahre (1835–1864), die eine relativ nüchterne Epoche gewesen waren, offenbar als Reaktion auf die wiederum dieser vorausgehende außerordentlich spekulative Periode der Naturphilosophie (von etwa 1800 bis 1835). Während der nüchternen Epoche schrieben viele Autoren rein deskriptive Berichte über die aufregendsten Gegenstände und weigerten sich entschieden, Verallgemeinerungen vorzunehmen, selbst wenn sie, wie es schien, nicht zu übersehen waren.

In einer anderen nüchternen Periode (nach 1895) hatte T. H. Morgan Weismann als „den Philosophen aus Freiburg“ lächerlich gemacht, und während Reduktionismus und Positivismus blühten, hatte man für „Spekulation“ nichts als Geringschätzung. Zum Teil war diese Kritik verdient (siehe unten). Doch neigen wir heute dazu, die Autoren dieser Spekulationen mit freundlicheren Augen zu betrachten, denn sie leisteten einen unschätzbaren Beitrag: Ihre Antworten mögen zwar falsch gewesen sein, aber sie begannen, die richtigen Fragen zu stellen. Wie kann man Antworten finden, wenn man nicht weiß, welche Fragen man stellen soll? Falsche Theorien tragen sehr häufig neues Leben in ein stagnierendes Gebiet hinein, und die neuen Beobachtungen, die sie anregen, führen sehr oft fast automatisch dazu, daß sie sich schließlich selbst widerlegen.

Praktisch alle diese Autoren postulierten, der Körper, einschließlich seiner Zellen, bestünde aus winzigen Partikeln oder Korpuskeln, und diese Korpuskel hätten eine doppelte Rolle zu spielen: sowohl in der ontogenetischen Entwicklung als auch in der Vererbung. Aber das war auch alles, worin sie sich einig waren. Über alle anderen Punkte waren sie verschiedener Ansicht. Die Meinungen über die Natur dieser Partikel, ihre Rolle in der Entwicklung und ihre Übertragung von Generation zu Generation gingen weit auseinander. Jeder Autor pflegte einen neuen Terminus für diese Partikel zu prägen und eine neue Theorie der Entwicklung und Vererbung vorzuschlagen [8].

Eine Eigenschaft dieser Partikel mußte die Fähigkeit sein, sich selbst zu reproduzieren. Und dies ergab sofort einen drastischen Unterschied zur unbelebten Natur, wo keine Selbst-Replikation vorkommt. Das Wachstum eines Kristalls zum Beispiel geht in völlig anderer Weise vor sich als das Wachstum einer Zelle.

Außerdem mußten diese Partikel, damit Evolution stattfinden konnte, die Fähigkeit haben, sich entweder kontinuierlich zu verändern (indirekte Vererbung) oder fast konstant zu sein (direkte Vererbung). Völlige Konstanz würde Evolution unmöglich machen, daher müssen die Partikel in der Lage sein, gelegentlich zu „mutieren“, d. h. sich von einem konstanten Zustand in einen anderen konstanten Zustand zu begeben. Eine

Theorie der Transmissionsgenetik war daher nur komplett, wenn sie gleichzeitig eine Erklärung für die körperliche Natur dieser Partikel, für ihre Lokalisierung und Anordnung in den Zellen, für ihre Replikation und für ihre Mutation lieferte. Mehr oder weniger vollständig haben die Vererbungstheorien, die in den neunzig Jahren zwischen 1860 und 1950 vorgeschlagen wurden, Lösungen für diese Probleme zu finden versucht.

Die erste allgemeine Vererbungs- und Entwicklungstheorie war eine von dem Philosophen Herbert Spencer (1820–1903) vorgeschlagene rein deduktive Theorie. Sie war stark von dem Phänomen der Regeneration beeinflusst, etwa von der Fähigkeit bestimmter Tiere, einen verlorengegangenen Schwanz zu regenerieren. Spencer (1864) postulierte die Existenz von *physiologischen Einheiten*, die in der Größe zwischen Zellen und einfachen organischen Molekülen lagen. Er dachte sich diese Einheiten als selbst-kopierende, artspezifische und (in einem Individuum jeweils) identische Einheiten. Spencers Aussagen über das Ausmaß an Unterschieden zwischen den Einheiten verschiedener Individuen derselben Art sind widersprüchlich. Unterschiede zwischen Geschwistern werden erklärt mit Unterschieden in der Zahl der Einheiten, die in den entsprechenden, von Vater und Mutter empfangenen Gameten enthalten waren. Die Gestalt eines Organismus ist durch die Fähigkeit dieser Einheiten verursacht, sich in vorherbestimmter Weise nebeneinander anzuordnen, wie Moleküle, die ein Kristall bilden. Außerdem haben die physiologischen Einheiten die Fähigkeit, auf die Umgebung zu reagieren und somit eine Vererbung erworbener Eigenschaften herbeizuführen.

Die nächste wichtige Vererbungstheorie war Charles Darwins Theorie der Pangenese, die er 1868 in *The Variation of Animals and Plants under Domestication* veröffentlichte. Wie de Vries (1889) richtig feststellte, setzte sich Darwins Theorie eigentlich aus zwei Komponenten zusammen, deren eine die Hypothese ist, daß die erblichen Eigenschaften eines Organismus in den Keimzellen durch eine große Zahl individuell verschiedener unsichtbar kleiner Partikel vertreten sind, den sogenannten *Gemmulae*. Diese vermehren sich durch Teilung und werden während der Zellteilung von der Mutterzelle an die Tochterzelle weitergegeben.

Der wichtigste Teil dieser Hypothese ist, daß sie die Existenz einer enormen Zahl *unterschiedlicher* Arten von *Gemmulae*, sozusagen eine Population von *Gemmulae*, postuliert, im Gegensatz zu den essentialistisch verstandenen physiologischen Einheiten Spencers, die in einem Individuum alle identisch waren. Die zweite Komponente von Darwins Theorie, die eigentliche Pangenese, wird weiter unten besprochen werden.

In den nachfolgenden fünfzehn Jahren postulierten andere Autoren ähnliche erbliche Partikel, etwa die Plastidulen von Elsberg (1876) und Haeckel (1876), die entweder alle identisch (wie die Spencers) oder individuell verschieden (wie Darwins) waren, ohne jedoch grundlegend neue Ideen hinzuzufügen.

Bei weitem die ehrgeizigste und spekulativste Vererbungstheorie jener Zeit aber stammte von dem Botaniker Nägeli (1884). Er behauptete, deutlicher als die meisten anderen vor ihm, daß das Protoplasma eines Organismus aus zwei Komponenten bestehe, dem gewöhnlichen oder ernährenden Protoplasma und dem „Idioplasma“, d. h. jenem Teil des Protoplasmas, der für die genetische Konstitution des Organismus verantwortlich ist. Diese Zweiteilung schloß er aus der Beobachtung, daß Vater und Mutter gewöhnlich zu ungefähr gleichen Teilen zur genetischen Konstitution der Tochtergeneration beitragen, obgleich doch das Ei eine Masse haben kann, die mehr als tausendmal größer ist als die des Spermatozoon. Folglich kann lediglich ein kleiner Bruchteil des Eis, der ungefähr der Masse des Spermatozoon entspricht, aus Idioplasma bestehen.

Man würde meinen, diese Folgerung sollte Nägeli dazu veranlaßt haben, zu postulieren, daß das Idioplasma auf den Zellkern beschränkt sei. Seltsamerweise war dies jedoch nicht der Fall; stattdessen besteht sein Idioplasma aus langen Strängen, die von Zelle zu Zelle reichen (unabhängig vom Zellkern). Jeder Strang besteht aus zahlreichen Gruppen von Molekülen (Mizellen), der Querschnitt des Stranges ist überall gleich. Jeder Strang besitzt besondere Eigenschaften, und Bündel solcher Stränge steuern die Eigenschaften von Zellen, Gewebesystemen und Organen. Wachstum besteht in der Verlängerung dieser Stränge ohne Veränderung in ihrer Konsistenz.

Nägeli erklärt die Aktivität des Idioplasmas mit unterschiedlichen Erregungszuständen verschiedener Gruppen von Molekülen innerhalb der Stränge. Daher nannte er seine Spekulationen die „mechanisch-physiologische Evolutionstheorie“. Er beschließt mehrere hundert Seiten solcher Behauptungen mit der bescheidenen Feststellung: Die Idioplasma-Theorie ... gestattet ... die einzig mögliche Vorstellung, wie die Vererbung und die phylogenetische Veränderung auf natürlichem, somit auf mechanischem Wege erfolgen kann (1884, S. 81). Barthelmess (1952) bemerkt, er habe Nägelis Spekulationen ausführlich dargestellt, weil sie vielleicht das extremste Beispiel der Spekulationen der Epoche darstellen: „Wir stehen heute mit unglaublichem Staunen vor einem solchen Kartenhaus von Phantasieprodukten und bewundern die apodiktische Sicherheit, mit der der Autor behauptet, die „einzig mögliche“ Lösung aller Rätsel der organischen Entwicklung in einer kurzen Urformel gefunden zu haben“. Nichtsdestoweniger übte Nägeli, gerade deshalb, weil er über jeden nur vorstellbaren Aspekt der Vererbungs- und Entwicklungsprozesse spekuliert hatte, einen enormen Einfluß aus. Ja, während der nächsten zwanzig Jahre findet man keine einzige Schrift auf dem Gebiet, in der er nicht ausgiebig zitiert wird, und gewöhnlich mit beträchtlicher Ehrerbietung. Schließlich war der große Nägeli eine der dominierenden Figuren seiner Zeit. Trotzdem gab es fast keine Einzelheit an seiner Theorie, die nicht von Grund auf falsch war, und fast keine von ihnen gründete sich auf irgendeine bekannte Tatsache. Einen Punkt muß man allerdings beachten, wenn man Nägelis Vererbungstheorie beurteilt: Er war in erster Linie an Art-hybriden interessiert, wo die Mendelsche Spaltung von Merkmalen selten ist oder ganz fehlt. Dies ist einer der Gründe, warum er Mendels Befunde bei Erbsen nicht verstehen konnte (siehe Kapitel 16).

Die einzige konstruktive Idee Nägelis war seine strikte Trennung von Idioplasma und restlichem Protoplasma. Zu ungefähr derselben Zeit, in der Nägeli publizierte, kamen drei andere Autoren unabhängig von ihm zu demselben Ergebnis und schlossen zusätzlich, daß das genetische Material im Zellkern enthalten sei (siehe unten). Es ist wirklich unverständlich, wieso Nägeli es versäumte, den Zellkern als Sitz des Idioplasmas zu erkennen. Schließlich war die Rolle des Zellkerns bei der Befruchtung um das Jahr 1884 bereits weithin bekannt, und die relative Gleichheit des mütterlichen und väterlichen Idioplasmas, die der ursprüngliche Anstoß zu seinen Spekulationen war, hätte Nägeli auch den Gedanken von der Rolle des Zellkerns eingeben müssen. Haeckel hatte auf der Basis von weit weniger Beweismaterial bereits 1866 (I, S. 288) geschlossen, „daß der innere Kern die Vererbung der erblichen Charaktere, das äußere Plasma dagegen die Anpassung, die Accomodation oder Adaptation an die Verhältnisse der Außenwelt zu besorgen hat“.

Um etwa 1884 war relativ sicher, daß Befruchtung sowohl bei den Tieren als auch bei den Pflanzen aus der Verschmelzung einer mütterlichen und väterlichen Keimzelle (Gamete) besteht, daß beide Gameten einen gleichen Beitrag zur Bildung der neuen Zygote

leisten und daß der entscheidende Prozeß die Fusion der beiden Zellkerne ist. Das lenkte die Aufmerksamkeit auf die Zellkerne. Sind sie lediglich eine amorphe Masse von Keimsubstanz, wie es die unausgesprochene Annahme der Epigenetiker war, vielleicht lediglich der Zünder, der den Entwicklungsprozeß in der Eizelle in Gang setzt, oder ist der Zellkern trotz seiner winzigen Größe in höchstem Maße strukturiert und enthält seine unsichtbare Mikrostruktur den Schlüssel zu der außerordentlich präzisen und spezifischen Entwicklung, die auf die Befruchtung folgt? Wenn man sich den Zellkern nur als den Initiator der Zellentwicklung und Zellteilung vorstellt, so nimmt man an, daß der Zellkern aufgelöst wird, nachdem er seine Aufgabe erfüllt hat, um vor jeder neuen Zellteilung oder zumindest vor der Gametenbildung neu gebildet zu werden.

Da fast alle Zytologen in der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts ihre Ausbildung als Physiologen oder Embryologen erfahren hatten, lag das Gewicht auf Entwicklungsproblemen, und es schien keine Notwendigkeit zu bestehen, eine Kontinuität des Zellkerns zu postulieren. Die genetische Frage der Transmission der Merkmale der Elterngeneration an die Tochtergeneration wurde selten gestellt.

Die letzten Relikte eines Glaubens an „freie Zellbildung“ oder an die *de novo*-Bildung von Zellkernen wurde in den Jahren von 1875 bis 1880 endgültig beseitigt, als es fünf Forschern (Balbiani, van Beneden, Flemming, Schleicher und Strasburger) gelang, alle einzelnen Ereignisse während der Zellteilung kontinuierlich zu verfolgen. Sie bewiesen drei wichtige Tatsachen:

1. daß die Teilung des Zellkerns vor der Teilung der Zelle beginnt,
2. daß eine reguläre Reihenfolge in den Veränderungen des Kernmaterials besteht (siehe unten) und
3. daß die grundlegenden Erscheinungen der Zellkern- und Zellteilung im Pflanzen- und Tierreich dieselben sind.

Es wurde immer deutlicher, daß die Rolle des Zellkerns nicht rein physiologischer Art ist, d. h. daß er nicht nur dazu dient, die Zellentwicklung im bloßen physikalischen Sinne in Gang zu setzen. Der Kern ist vielmehr ein hochstrukturiertes Organ, das vermutlich in einer höchst spezifischen Weise gemustert ist. Die Frage nach der Natur dieses Musters beschäftigt seitdem die Zellforschung, und die endgültigen Antworten stehen noch aus.

Der Fortschritt auf diesem Gebiet war durch immer feinere Analysen gekennzeichnet. Die Schritte dabei waren die Verlagerung vom Individuum als Gesamtheit zur Zelle, von der Zelle als Gesamtheit zum Zellkern und nunmehr vom Zellkern als Gesamtheit zu seinen wichtigsten strukturellen Elementen, den Chromosomen.

Die Chromosomen und ihre Rolle

Je nach den Interessen des jeweiligen Forschers wurde in den fünfundzwanzig Jahren vor der Geburt der Genetik (1900) die Zellteilung auf zweierlei verschiedene Weisen interpretiert [9]. Für die primär an der Entwicklung Interessierten lautete die große Frage: Wie können aus der undifferenzierten Eizelle durch einfache Furchung die differenzierten Zellen des Nervengewebes, Drüsengewebes, der Epidermis und der hunderte anderer (von den Histologen und Physiologen erkannten) Gewebsarten entstehen? Das ist die Überlegung, die z. B. Weismanns Theorien beherrscht. Diese Gruppe von Forschern war primär an unmittelbaren Ursachen interessiert.

Die relativ kleine Zahl von Autoren, die an der Transmissionsgenetik interessiert war, legte die Fundamente für die Frage: Welches sind die Mechanismen, die eine Teilung des Zellmaterials in der Weise beeinflussen, daß genau gleiche Hälften an die Tochterzellen einer sich teilenden Zelle vermittelt werden? Die Fragen, die die beiden Gruppen von Forschern stellten, waren also völlig verschieden: Die Embryologen fragten: Wie können wir die Zellteilung als einen Mechanismus interpretieren, der die Differenzierung des Phänotyps erklärt? Die Transmissionsgenetiker dagegen waren, wie wir es heute nennen würden, an der genauen Fortsetzung des Genotyps interessiert, d.h. an dem Problem der Vererbung. Die Interpretation der Transmissionsgenetiker ließ das Problem der Differenzierung ungelöst, und die von den Entwicklungsgenetikern vorgeschlagenen Antworten brachten ungeheure und, wie später deutlich werden sollte, unlösbare Schwierigkeiten für die Erklärung der genetischen Transmission mit sich.

Es liegt auf der Hand, daß man noch nicht einmal den ersten Schritt zu einer Lösung des Konflikts tun konnte, solange man nicht besser verstand, was während der Zellteilung im Innern des Zellkerns vor sich ging. Obgleich die Mechanik der Zellteilung (Mitose) zu den wunderbarsten Prozessen gehört, die wir in der Welt des Lebens kennen, verbietet mir der Mangel an Raum, den Vorgang in allen Einzelheiten zu beschreiben.

Mitose

A. Trembley (1710–1784) war der erste, der in den vierziger Jahren des 18. Jahrhunderts eine Art Zellteilung beschrieb, die Spaltung eines Protozoons (Baker, 1952)[10]. In der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts entdeckte man Zellteilung auch in Diatomeen und anderen Algen, und von Ehrenberg erforschte sie in den dreißiger Jahren des 19. Jahrhunderts recht intensiv an verschiedenen Protozoen. Von den vierziger Jahren an wurde der Teilungsvorgang einer somatischen Zelle (von Flemming 1882 als *Mitose* bezeichnet) immer häufiger beschrieben und abgebildet (Wilson, 1896; Hughes, 1959).

Wenn sich eine Zelle teilt, so teilt sich auch ihr Kern, und schließlich erkannte man, daß dies der wichtigste Aspekt der Zellteilung war. Zunächst nahm man an, der Zellkern sei einfach mit körnigem Material gefüllt, das während der Zellteilung in gleichen Teilen auf die zwei Tochterzellen verteilt würde (direkte Zellteilung). In dem Maße jedoch, wie die Qualität der optischen Geräte und der mikroskopischen Techniken (etwa Färbung) und damit auch die Präzision zunahm, mit der jede Phase der Zell- (und Zellkern-)teilung erforscht werden konnte, mußte diese einfache Vorstellung einer Revision unterzogen werden. Der Zellkern schien in gewissen Stadien der Mitose mit Fäden, Bändern und Schnüren angefüllt zu sein, von denen Flemming (1879), da sie stark färbbar waren, sagte, sie bestünden aus *Chromatin*. Das Wort *Chromosom* wurde erst im Jahre 1888 (Waldeyer) vorgeschlagen, so daß bis dahin jeder Autor unterschiedliche Terminologien und Beschreibungen gebrauchte. Vermutlich waren es Chromosomen, was Remak (1841), Nägeli (1842), Derbès (1847), Reichert (1847), Hofmeister (1848, 1849) und Krohn (1852) beobachteten, die alle mitotische Figuren sahen und gelegentlich gute Abbildungen von Metaphasenplatten lieferten. Man darf nicht vergessen, daß diese Abhandlungen in der Epoche der freien Zellbildungstheorie publiziert wurden, in der viele Autoren meinten, der Zellkern löse sich auf und aus dem Zellsaft entstünden erneut zwei neue Zellkerne.

Als erster beobachtete der französische Zoologe E. G. Balbiani (1825–1899) die Komplexität der Reorganisation des Zellkerns. Bereits 1861 veranschaulichte er anhand vorzüglicher Präparate und mit großartiger Genauigkeit alle Phasen der Mitose bei einem Protozoon. Unglücklicherweise jedoch interpretierte er das, was er sah, völlig falsch. Da er nicht wußte, daß jedes Protozoon nur eine einzige Zelle ist, hielt er den Zellkern für einen Testis und die Chromosomen für Spermatozoen. Dies hatte zur Folge, daß seine wegweisende Arbeit ohne jeden Einfluß blieb. Bis in die Mitte der siebziger Jahre des 19. Jahrhunderts nahm die Mehrheit der Autoren eine direkte Zellkernteilung an.

Durch die technischen Fortschritte in der Mikroskopie wurde es möglich, zu zeigen, daß der Zellkern (und sein chromatischer Inhalt) zwischen den Zellteilungen nicht verschwindet, sondern während der Ruhephase erhalten bleibt, wenn auch in anderer Form. Außerdem ließ sich nun eine genaue Beschreibung von drei wichtigen (und mehreren weniger wichtigen) Phasen der Mitose geben; die drei Hauptphasen wurden später als Prophase, Metaphase und Anaphase bezeichnet.

Es bedurfte einer ganzen Reihe von Jahren und der Mühen zahlreicher Forscher, bis die verschiedenen Stadien der Mitose erkannt und richtig interpretiert waren. Die ersten leidlich genauen Beschreibungen wurden im Jahre 1873 von drei Forschern gegeben: Schneider, Bütschli und Fol. Man erkannte die Bedeutung dieses Vorganges sofort, und er wurde zum Gegenstand ungestümer Aktivität; besonders wichtige Beiträge kamen von dem Zoologen van Beneden und dem Botaniker Strasburger. Acht Jahre später rechnete ein Kritiker aus, daß in den Jahren von 1874 bis 1878 194 Abhandlungen (von 86 Autoren) über Zellteilung und verwandte Themen veröffentlicht worden waren. Am meisten trug Flemming zu der richtigen Beschreibung und Interpretation der Mitose bei. 1882 gab er einen hervorragenden Überblick über das Gebiet. Beobachtungen der Mitose bei Pflanzen ergaben, daß sie genauso verläuft wie in tierischen Zellen. Dies war ein weiterer Beweis für die Einheit der zellulären Vorgänge bei Tieren und Pflanzen. (Erst mehr als ein halbes Jahrhundert später wurde der ausgeprägte Unterschied zwischen der Zellteilung bei Eukaryonten und Prokaryonten entdeckt.)

Jede neue Entdeckung bestätigte die Existenz dieses außerordentlich komplizierten Vorganges der Zellteilung. Warum ist solche Komplexität notwendig? Warum teilen sich Zelle und Zellkern nicht einfach in der Mitte durch, wie Remak gedacht hatte? Das ist die Frage, die sich W. Roux im Jahre 1883 stellte. Zu einer Zeit, in dem nur unmittelbare Ursachen untersucht wurden und die in Nägelis mechanisch-physiologischen Spekulationen gipfelte, suchte Roux nach letzten Ursachen. Er wagte es, eine Warumfrage zu stellen: Warum, fragte er, haben wir hier einen solch verwickelten Vorgang, wenn eine einfache Teilung ebenfalls ausreichen würde? Er gab sich die Antwort selbst, indem er feststellte, daß eine einfache direkte Teilung des Zellkerns genug wäre, wenn das Kernmaterial homogen wäre. Wenn das Kernmaterial jedoch heterogen ist, d. h. wenn es aus unzähligen Partikeln besteht, von denen jede eine andere genetische Fähigkeit hat, dann gibt es nur eine einzige mögliche Methode, mit der dieses Material so geteilt werden kann, daß jede Partikel in beiden Tochterzellen vertreten ist. Diese Methode besteht darin, daß alle Partikel wie Perlen auf einer Schnur aufgereiht werden und diese Schnur dann längs aufgeteilt wird: „... erfolgt eine Längsspaltung der Fadensegmente, welche auf einer Theilung jeder Chromatinkugel in zwei Hälften beruht, so daß aus jeder Kugelsreihe zwei nebeneinander liegende Reihen ... hervorgehen“.

In vorangehenden Jahren war wiederholt vorgeschlagen worden (Balbiani, 1881; Strasburger, 1882), alles Chromatin sei in dem ruhenden Zellkern in Form eines einzigen

langen Fadens angeordnet. Auf diese Formulierung gründete Roux seine Hypothese: „Die Kerntheilungsfiguren . . . sind Mechanismen, welche . . . es ‚ermöglichen‘, den Kern nicht bloß seiner Masse sondern auch der Masse und Beschaffenheit seiner einzelnen Qualitäten nach . . . zu theilen. Der wesentliche Kerntheilungsvorgang ist die ‚Halbirung‘ der Mutterkörner; alle übrigen Vorgänge haben den Zweck, von den durch diese Theilung entstandenen Tochterkörnern desselben Mutterkorns immer je eines in das Centrum der einen, das andere in das Centrum der anderen Tochterzelle sicher überzuführen“ (1895, S. 138–139). Dieser Vorgang gewährleistet, daß beide Tochterzellen identisch sind, und zwar nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ. Sie sind in jedem Aspekt identisch. Dies ist die These, die Roux in seinem 19-seitigen Artikel vertritt, dann aber bekommt er kalte Füße und kapituliert mit einem einzigen Satz vor der Möglichkeit ungleicher Theilungen: „Da ich aber . . . fand, daß die zweite Theilung [des Froscheis] bereits das Vorn und Hinten bestimmt, und da die ungleiche Entwicklung des Vorn und Hinten an ungleiches Material geknüpft vorzustellen ist, so wird es wahrscheinlich, daß bei der ‚zweiten‘ Theilung auch das Kernmaterial qualitativ ungleich zerlegt wird“ (1883, S. 15). Dies steht im Widerspruch zu seiner Hauptthese, daß zwischen der Mitose der ersten und der zweiten Theilung nicht der geringste Unterschied besteht.

Ein Mechanismus für eine gleiche Theilung, Roux' Hauptidee also, ist natürlich die moderne Auffassung von der Mitose. Sonderbarerweise wurde diese Interpretation von all denen ignoriert, die (wie Weismann) in den darauffolgenden Jahren die Differenzierung mit einer ungleichen Verteilung des Kernmaterials in den Tochterzellen zu erklären versuchten. Doch, wie Wilson sagte (1896, S. 306): „Nicht ein einziges sichtbares Phänomen der Zelltheilung gibt auch nur einen entfernten Hinweis auf qualitative Theilung. Alle Tatsachen deuten im Gegenteil darauf hin, daß die Theilung des Chromatins mit der genauesten Gleichheit durchgeführt wird“.

Roux' Theorie war offengestanden Spekulation, aber es war eine Spekulation, die sich von der Nägelis oder Jacques Loeb's grundlegend unterschied. Roux stellte eine Warumfrage in der Tradition Harveys, dessen Neugier in bezug auf die Bedeutung von Venenklappen zu seiner Entdeckung des Blutkreislaufs beigetragen hatte. Ja, Roux' Frage enthielt implizite eine andere Frage: Welches ist der Selektionswert dieses komplizierten Vorganges? Nägeli und Loeb stellten keine Warumfragen; stattdessen versuchten sie biologische Phänomene in reduktionistischer Weise mittels physikalischer und chemischer Begriffe zu interpretieren – diese Art der Spekulation war zu jener Zeit weitaus respektabler als der „teleologische“ oder „aristotelische“ (wie er genannt wurde) Ansatz von Roux. Ungeachtet dessen war Roux' Hypothese, wie auch Hertwigs Theorie der Befruchtung, ein weiteres Anzeichen für die allmähliche Emanzipation der Biologie von rein physikalistischen Interpretationen.

Um etwa 1880 war die Erforschung des Zellkerns abgeschlossen, denn jede zytologische Untersuchung hatte Flemmings Aphorismus bestätigt. Seitdem begannen die Chromosomen in den Mittelpunkt der Aufmerksamkeit zu rücken. Was geschieht mit den Chromosomen während der Zelltheilung?

Vom Zellkern zu den Chromosomen

Im Jahre 1883 veröffentlichte der belgische Zytologe van Beneden eine brillante Analyse der Befruchtung bei dem Pferdespulwurm *Ascaris bivalens*, der für eine solche Analyse ungewöhnlich gut geeignet ist, da er nur vier Chromosomen besitzt. Van Beneden konnte zeigen, daß die Gameten nur zwei Chromosomen haben und daß der befruchtende männliche Zellkern mit dem weiblichen Zellkern nicht auf solche Weise verschmilzt, daß eine Vermischung ihrer Kernsubstanz erfolgt; vielmehr gesellen sich die zwei Chromosomen des männlichen Zellkerns lediglich zu den zwei Chromosomen des Einukleus und bilden so den neuen Nukleus der Zygote mit vier Chromosomen (die er chromatische Kügelchen nennt). Bei der ersten Furchung des befruchteten Eis (Zygote) teilt sich jedes der vier Chromosomen längs wie in jeder anderen mitotischen Teilung, und jede Tochterzelle erhält dieselben zwei väterlichen und zwei mütterlichen Chromosomen, die bei der Befruchtung beteiligt gewesen waren (siehe Kapitel 17).

Obleich van Beneden beobachtete, daß genau eine Hälfte des Kernmaterials des neuen Individuums vom Vater stammt und die andere Hälfte von der Mutter, stellte er keine Verbindung zwischen seiner Beobachtung und der Vererbung her. Er war kein Theoretiker, und so zog er aus seiner brillanten zytologischen Darstellung nicht die Folgerungen, die auf der Hand lagen. Es waren vier deutsche Biologen, die dies taten, und zwar fast gleichzeitig und unabhängig voneinander, obgleich es vor ihnen bereits Galton (1876) getan hatte [11].

In einer scharfsinnigen Analyse des Vererbungsproblems kam Weismann (1876) zu dem Schluß, das Kernmaterial müsse die Erbsubstanz sein; er bezeichnete sie mit dem Namen „Keimplasma“: Vererbung erfolgt durch die Übertragung einer Substanz [Keimplasma], die eine definitive chemische und vor allem molekulare Konstitution hat, von einer Generation zur nächsten [12]. Anhand eines Überblicks über die umfangreiche Literatur der vorangegangenen zehn Jahre konnten der führende Tierzytologe Oskar Hertwig und der führende Pflanzenzytologe E. Strasburger im Jahre 1884 schlüssig nachweisen, daß nur eine Interpretation möglich sei: Der Zellkern ist der Träger der Vererbung. Sie alle sprachen Haeckel das Verdienst zu, als erster diese Rolle des Zellkerns postuliert zu haben. Hertwig und Kölliker (1885) gingen noch einen Schritt weiter und behaupteten, das tatsächlich wirksame Material im Zellkern sei nichts anderes als die sonderbare Chemikalie, die Miescher aus den Zellkernen isoliert und „Nuklein“ genannt hatte. Dies, so erklärte Kölliker emphatisch, müsse die materielle Basis der Vererbung sein.

Schließlich wurde auch experimentell nachgewiesen, daß der Zellkern der Sitz des genetischen Materials ist. In einer Reihe ausgeklügelter Experimente zerbrach Boveri (1889) Seeigeleier durch kräftiges Schütteln und stellte fest, daß große Eifragmente ohne Nukleus mit dem Sperma einer anderen, morphologisch völlig verschiedenen Seeigelart (und -gattung) befruchtet werden konnten. Obgleich ein solches haploides hybrides Eifragment lediglich den väterlichen Chromosomensatz im mütterlichen Zytoplasma besaß, entwickelte es sich normal, allerdings hatten die daraus resultierenden Larven hauptsächlich väterliche Merkmale. Kontrollarven, die durch die gleichzeitige Befruchtung mit den Spermatozoen zweier verschiedener Arten erzeugt wurden, hatten morphologische Merkmale, die intermediär zwischen diesen Arten waren. Hier hatte man den deutlichen experimentellen Beweis dafür, daß tatsächlich der Zellkern die Merkmale eines Organismus bestimmt [13].

Das Studium des Verhaltens der Chromosomen während der Befruchtung klärte das Problem des „Verschmelzens“ der Gameten. Es findet in der Tat eine Verschmelzung der Gameten statt, ja sogar eine Verschmelzung der Gametennuklei, aber es erfolgt keine Verschmelzung der väterlichen und mütterlichen Chromosomen. Diese neue Einsicht öffnete das Tor zu einem völlig neuen Forschungsfeld, zu der Frage, ob das väterliche und das mütterliche genetische Material gemeinsam oder unabhängig voneinander wirksam sei, und zu dem Problem der Möglichkeit der Mischvererbung (siehe Kap. 17).

Es ist notwendig, einen Blick zurück auf Schleidens Theorie (1838) zu werfen, derzufolge jeder Zellkern durch einen Kristallisierungsprozeß *de novo* in jeder neuen Zelle entstand, um den enormen Fortschritt würdigen zu können, der in diesen 45 Jahren erreicht worden war. Nicht nur war die Kontinuität der Zellkerne nunmehr sicher etabliert, es war auch eine bewiesene Tatsache, daß der entscheidende Aspekt der Produktion eines neuen Individuums die Kombination der genetischen Elemente in den Kernen der männlichen und weiblichen Gameten ist. Seit 1884 wurde die These, daß die Zellkerne die dominierende Rolle bei der Vererbung spielen, nicht mehr in Zweifel gezogen, obgleich während weiterer fünfzig Jahre einige Wissenschaftler noch weiterhin postulierten, wichtige Komponenten des genetischen Materials könnten auch im Zytoplasma enthalten sein. Was unklar blieb, war der Zusammenhang zwischen Zellkern und Zytoplasma. War der Zellkern das dominierende Element und das Zytoplasma lediglich das ausführende Organ, oder war die Bahn von Zellkern zu Zytoplasma eine in beide Richtungen führende Straße, die es dem Zytoplasma erlaubte, Material an den Zellkern zurückzugeben und somit die Erbanlagen zu beeinflussen?

Die nächsten fünfzehn Jahre waren eine Spanne, in der Nägeli, Hertwig, de Vries, Weismann und andere spekulierten. Das zytologische Verständnis war sicher etabliert, aber es kamen keine wichtigen neuen Einsichten mehr hinzu. In der Tat hatte die Kenntnis der Chromosomen und des Zellkerns in den neunziger Jahren des 19. Jahrhunderts eine beachtenswerte Vollkommenheit erreicht. Wilsons grundlegendes Buch *The Cell in Development and Inheritance* (1896; 1900) ist ein schlagender Beweis dafür. Die Zeit war gekommen, das schon altehrwürdige Problem der Vererbung erworbener Merkmale im Lichte des neuen zytologischen Wissens zu revidieren.

16 Die Natur der Vererbung

Intuitiv fühlten alle Naturforscher, daß zwischen den Tatsachen der Vererbung („sie ist ganz ihre Mutter!“) und denen der Variation irgendein Konflikt oder Widerspruch bestand. Vererbung impliziert Kontinuität und Konstanz; Variation dagegen Veränderung und Abweichung. Wenn ein Züchter Tiere oder Pflanzen kreuzte, so fand er unter der Nachkommenschaft häufig unerwartete Varianten. Selbst wenn man Geschwister miteinander verglich, stieß man häufig auf erstaunliche Variation. Mit der Zeit wurde die Frage: Wo kommt die neue Variation her? zu einem wichtigen Problem. Aber zu einem Schlüsselproblem der Biologie wurde die Quelle der Variation erst, nachdem Darwin seine Theorie der natürlichen Auslese aufgestellt hatte. Die natürliche Auslese kann nur dann erfolgreich sein, wenn ein reichlicher Vorrat an Variation vorhanden ist und wenn dieser Vorrat immer wieder erneut aufgefüllt wird. Wie kann man dies mit einem Glauben an die Konstanz der Vererbung in Einklang bringen?

Die traditionelle Antwort hatte gelautet, daß die Vererbung nicht zwangsläufig konstant ist bzw. daß nicht alle Vererbung unveränderlich ist. Gewiß könne ein Individuum in einigen Merkmalen seinem Vater sehr ähnlich sein oder seiner Mutter oder sogar einem Großelternteil oder früheren Vorfahren. Schließlich gründe sich die gesamte Tierzucht auf die Tatsache, daß solche direkte Vererbung existiert. Wenn die Vererbung jedoch völlig unveränderlich wäre, dann könnte es keine Variation geben. Daher, so wurde argumentiert, sei es möglich, daß es zwei Quellen der Variation gibt, die sich nicht gegenseitig ausschließen. Entweder sei ein Teil der Vererbung indirekt, d. h. empfänglich für verschiedene Einflüsse, oder aber das genetische Material sei unveränderlich, besäße jedoch die Fähigkeit, gelegentlich neue Variationen hervorzubringen. Während des ganzen 19. Jahrhunderts und noch im ersten Drittel des 20. Jahrhunderts blieben die Fragen der indirekten Vererbung und der Quelle der genetischen Variation umstritten.

Darwin und die Variation

Einer der beiden Ecksteine von Darwins Theorie der natürlichen Auslese war das Postulat, daß eine unbegrenzte Fülle an Variation verfügbar sei. Jedes Individuum ist einzigartig und von jedem anderen verschieden: „Diese individuellen Unterschiede sind für uns außerordentlich wichtig, da sie das Material schaffen, das die natürliche Auslese ansammeln kann“ (*Origin*, S. 45). Woher aber kommt diese Variation? Welches ist ihre Quelle? Über diese Frage zerbrach sich Darwin sein Leben lang den Kopf. Welch große Rolle die Variation in Darwins Denken spielte, wird durch die Tatsache dokumentiert, daß er sich in einem 900-seitigen Werk mit der Variation der Tiere und Pflanzen im Zu-

stand der Domestikation befaßte (1868). Er hatte geplant, ein entsprechendes Werk über die Variation in der Natur zu schreiben, verwirklichte diesen Plan jedoch nie, da ihn die Fülle des Materials erdrückte. Sein enormes Wissen über die Variation wurde in die ersten drei Kapitel (59 Seiten) von *Origin of Species* hineingepreßt. Neuere Darwin-Spezialisten (etwa Ghiselin, 1969; Vorzimmer, 1970; Autoren verschiedener Zeitschriftenbeiträge) haben die Bedeutung der Variation in vollem Ausmaß erkannt. Die Vererbung an sich sowie auch ihre Gesetze waren für Darwin von weit geringerem Interesse als die Variation und ihre Ursache.

Selbst heute sind Variation und Ursache der Variation nicht voll verstanden. In der Mitte des 19. Jahrhunderts herrschte in bezug auf diesen Gegenstand große Verwirrung. Wie schwierig die Frage ist, wird deutlich, wenn man sich klarmacht, wie rätselhaft sie sogar für Darwin war, der sich doch sein ganzes Leben lang mit der Variation befaßt und tiefgehend über sie nachgedacht hatte. Blickt man von heute aus zurück, so wird deutlich, daß ein großer Teil der Problematik vor dem Entstehen der Genetik nicht geklärt werden konnte (solange man zum Beispiel nicht zwischen Genotyp und Phänotyp unterschied). Zum Teil lag die Schwierigkeit jedoch auch darin, daß man es versäumte, das Populationsdenken konsequent anzuwenden.

Der faszinierendste Aspekt an Darwins Verwirrung und Mißverständnissen hinsichtlich der Variation ist jedoch, daß sie ihn nicht daran hinderten, eine völlig gültige, ja in der Tat brillante Evolutionstheorie aufzustellen. Nur zwei Aspekte der Variation waren für Darwin wichtig:

1. daß sie jederzeit reichlich zur Verfügung stand und
2. daß sie relativ unveränderlich war.

Statt Zeit und Energie auf Probleme zu verschwenden, die zu seiner Zeit unlösbar waren, behandelte Darwin die Variation in einem großen Teil seines Werks als „schwarzen Kasten“. Sie war immer reichlich vorhanden und in der Theorie der natürlichen Auslese anwendbar; mit der Erforschung des Inhalts dieses „Kastens“ aber, d.h. mit den Ursachen der Variation, beschäftigte sich Darwin nur gelegentlich und erfolglos (zum Beispiel in seiner Theorie der Pangenesis, siehe unten). Zum Glück war für die Lösung der großen Probleme, die Darwins Anliegen waren (etwa der Erfolg der Individuen im Kampf ums Dasein), ein Studium der Ursachen der Variation nicht erforderlich. Es konnte bis zu einer Zeit aufgeschoben werden, die unter günstigeren Vorzeichen stand. Eins der Geheimnisse des Erfolgs in der Wissenschaft besteht darin, sich „lösbare“ Probleme auszusuchen (Medawar, 1967).

Zwei Aspekte der Variation bereiteten Darwin besondere Schwierigkeiten:

1. Die Unterscheidung zwischen Variation innerhalb von Populationen und Variation zwischen Populationen. Leider unterschied Darwin niemals deutlich zwischen individuellen und geographischen Varietäten, und dies führte dazu, daß er, vor allem nach den vierziger Jahren, bei seinen Erörterungen der Artbildung in Verwirrung geriet (Mayr, 1959a; Kottler, 1978; Sulloway, 1979; siehe auch Teil II). Es beeinträchtigte auch seine Erörterung der Variabilität unter Domestikation: „Die Individuen ... unserer alten Kulturpflanzen und Haustiere ... unterscheiden sich gewöhnlich stärker voneinander als die einer Art oder Varietät im Naturzustand“ (*Origin*, S. 7). Tatsächlich ist individuelle (d.h. innerhalb einer Population erfolgende) Variation in Sorten und Rassen von Haustieren und Kulturpflanzen häufig außerordentlich gering, und es ist ein Ideal der Züchter, ein-

förmige Stämme zu erhalten. Darwin hatte in erster Linie den Variationsspielraum einer domestizierten Art im ganzen im Sinn, d. h. die Variation zwischen Populationen. Wo der Züchter keine stabilisierende Zuchtwahl vornimmt, kann die individuelle Variation zunehmen.

2. *Der Glaube, daß es innerhalb einer Population zwei völlig verschiedene Arten von Variation gibt*[1]. Züchter und Naturbeobachter, ja eigentlich jeder, der mit Variation zu tun hatte, war bis weit in das erste Viertel des 20. Jahrhunderts hinein der Überzeugung, es gäbe zwei Arten von Variation: diskontinuierliche und kontinuierliche Variation (wobei die letztere auch als individuelle Variation bezeichnet wurde). Die diskontinuierliche Variation wird durch alle auffallenden Abweichungen vom „Typ“ verkörpert, d. h. durch jede Variante, die nicht durch eine abgestufte Reihe von Zwischenstufen mit dem „normalen Typ“ verbunden ist; Albinos sind ein Beispiel diskontinuierlicher Variation. Für einen Essentialisten kann alles Neue nur durch eine drastische Abweichung vom Typ – d. h. durch eine Mutation oder Saltation – entstehen, und die diskontinuierliche Variation spielte in den Evolutionstheorien der Essentialisten daher eine wichtige Rolle (siehe Teil II).

Obleich Darwin die Existenz diskontinuierlicher Variation als eine separate Kategorie anerkannte, war sie in seinen Augen für die Evolution unwichtig. Im Gegensatz zu allen früheren Autoren unterstrich er die universelle Verbreitung und biologische Bedeutung der individuellen oder kontinuierlichen Variation. Woher bezog Darwin diese entscheidend wichtige Einsicht? In erster Linie verdankte er sie dem Studium der Werke der Tierzüchter, die seit Bakewell und Sebright die Einzigartigkeit der Individuen hervorgehoben hatten, und zwar als eine Tatsache, die die Auslese und eine Verbesserung von Stämmen möglich machte. Diese Erkenntnis Darwins wurde durch die taxonomischen Studien verstärkt, die er selbst betrieb und bei denen er wie andere Taxonomen vor ihm erkannte, daß es, sobald man die Individuen sorgfältig studiert, nicht zwei völlig identische unter ihnen gibt. Diese individuelle Variation stellt, wie Darwin niemals zu betonen versäumte, das Rohmaterial für die Auslese und somit für den evolutiven Wandel zur Verfügung. Die Natur dieser kontinuierlichen Variation, über die Darwin selbst sehr unsicher war, blieb umstritten, bis die genetischen Forschungen von Nilsson-Ehle, East, Baur, Castle, Fisher und anderen Genetikern nach 1910 einen Schlußpunkt unter die Frage setzten (siehe Kapitel 17).

Darwins Gegner erhoben insbesondere zwei Einwände. Zuerst, etwa bis zu Johannsen und später, behaupteten sie, solche kontinuierliche Variation spiegele lediglich die Plastizität des Phänotyps wider, sei aber nicht erblich. Ihre zweite Behauptung, die bis zu Lyell und noch früheren Autoren zurückreichte, war die, daß solcher Variation enge Grenzen gesetzt seien, weshalb sie niemals in der Lage sei, die Grenzen des „Typs“ zu überschreiten. Beide Behauptungen wurden später widerlegt, und heute ist die umfassende Bedeutung der individuellen Variation unumstritten. Außerdem zeigte die Genetik schließlich, wie wir gleich sehen werden, daß es zwischen der genetischen Basis der kontinuierlichen und der diskontinuierlichen Variation keinen wirklichen Unterschied gibt.

Es genügte Darwin nicht, einfach nur zu behaupten, daß reichliche Variation vorhanden sei. Als echtes Kind seiner Zeit suchte er nach einer identifizierbaren Ursache, der sich die Variabilität zuschreiben ließ. Er glaubte nicht an „spontane“ Variation. „Ich glaube nicht, wie einige andere Autoren dies getan haben, daß die Veränderlichkeit un-

ter allen Umständen eine notwendig im Wesen aller organischen Wesen begründete Eigenschaft ist“ (*Origin*, S. 43). Die wichtigsten Ursachen der Variation waren für Darwin verschiedene Einflüsse auf das Fortpflanzungssystem der Eltern, insbesondere solche, die durch Schocks oder krasse Veränderungen der Umwelt hervorgerufen worden waren. Diese Einflüsse, so glaubte er, produzierten keine spezifischen Varianten oder gerichteten Variationen, sie steigerten vielmehr einfach die Veränderlichkeit der Nachkommen und schufen damit einen breiteren Spielraum für die natürliche Auslese.

Gelegentlich gibt Darwin zu, er habe etwas sorglos darüber gesprochen, daß Variation „durch Zufall bedingt sei. Das ist natürlich ein völlig unpassender Ausdruck, aber er dient dazu, um deutlich unsere Unkenntnis der Ursache jeder besonderen Variation einzugestehen“ (*Origin*, S. 131). Darwins Freund Hooker erkannte viel klarer, daß keine Notwendigkeit für eine kausale Verbindung zwischen speziellen Bedingungen und einem besonderen, unter diesen Bedingungen auftretenden Typ von Variation bestand. „Ich neige dazu, die kleinste [individuelle] Variation dem inhärenten Variationstrieb zuzuschreiben; einem Prinzip, das von physikalischen Gegebenheiten gänzlich unabhängig ist“ (Hooker an Darwin, 17. März 1862; 1918, I, S. 37). In Darwins Ohren klang ein „innerer Variationstrieb“ wahrscheinlich nach demselben Geist wie Lamarcks „innerer Vervollkommnungstrieb“. Die genetische Variabilität einfach als eine weitere Manifestation der Unvollkommenheit der organischen Welt hinzunehmen, war für ihn nicht „kausal“ genug. Sowohl Darwin als auch Hooker hatten nur vage Vorstellungen davon, worin eigentlich sie nicht übereinstimmten. Bezogen sie sich auf Variation als einen Vorgang oder auf Variation als Resultat dieses Vorganges? Außerdem, was war mit Zufall gemeint? In einem Zeitalter, in dem nur solche Prozesse wissenschaftlich respektabel waren, die einem „Gesetz“ gehorchten, war es nicht zulässig, stochastische Störungen zuzugestehen.

Trotz aller Dementis, die Darwin vorbrachte, stürzten sich seine Gegner auf seine Aussagen, daß Variation durch Zufall bedingt sei. In verschiedenen Formen („Sind Mutationen zufällig?“) hat sich dies Argument bis heute gehalten. Die Gegner des Darwinismus haben niemals begriffen, daß Darwin und seine Anhänger zu keiner Zeit die strikt physikalisch-chemische Verursachung aller Variationen in Frage gestellt haben, sondern lediglich leugneten, daß Variationen eine teleologische Komponente besaßen. Die genetische Variation ist keine spezifische Reaktion auf ein bestimmtes Anpassungsbedürfnis.

Die allmähliche Veränderung herauszufiltern, die Darwins Vorstellungen von den Ursachen der Variation durchmachten, ist besonders schwierig, da sie gleichzeitig mit einem Wandel seiner Auffassung von der Ursache der Anpassung (natürliche Auslese) und der Natur der Vererbung (ob direkt oder indirekt) korreliert war. Wer nicht von der natürlichen Auslese überzeugt ist, muß notwendig die Vererbung erworbener Eigenschaften annehmen und muß darüber hinaus die Existenz adaptiver Reaktionen auf umweltbedingte Bedürfnisse postulieren. Hatte Darwin erst einmal die natürliche Auslese als Mechanismus des evolutiven Wandels angenommen, so brauchte er lediglich einen Prozess (oder Prozesse), der Variabilität erzeugt. Doch wenn die Erbmasse normalerweise konstant ist (und Darwin war, wie wir sehen werden, zu diesem Ergebnis gekommen), d. h. wenn die Merkmale der Eltern normalerweise unverändert an die Nachkommen weitergegeben werden, dann ist ein spezieller Anreiz erforderlich, um sie zur Variation zu veranlassen. Und da die Nachkommen ein Produkt des Fortpflanzungssystems sind, muß dieser Anreiz auf das Fortpflanzungssystem wirken. Diese Beweiskette war völlig logisch.

Und es schien Darwin, als verfüge er über das Beweismaterial, um diese Argumentation zu untermauern. Da er sah, daß es in der Natur sowohl höchst variable als auch sehr einförmige Arten gibt, kam er zu dem Schluß, daß es Faktoren geben müsse, die die Variabilität der Arten beeinträchtigen könnten. An diesem Punkt erinnerte er sich der domestizierten Arten (wie Hunderassen oder Kohlvarietäten), von denen man annahm, daß sie jeweils von einer einzigen Ahnenart abgeleitet waren. Und er beobachtete, daß „die günstigsten Bedingungen für Variation gegeben zu sein scheinen, wenn organische Wesen viele Generationen lang unter Domestikation gezüchtet werden“ (1844, S. 91). Welcher spezielle Aspekt der Domestikation aber ist für diese Zunahme an Variabilität verantwortlich? Was veranlaßt die gewöhnlich so stabile genetische Konstitution dazu, zu variieren? Es ist „einfach dadurch bedingt, daß unsere Zuchtprodukte unter Lebensverhältnissen großgezogen worden sind, die weniger einförmig und etwas verschieden von jenen [der] Elternart sind“ (*Origin*, S. 7). Darwin postuliert nicht (was man in diese Aussage hineinlesen könnte) eine direkte Induktion neuer Merkmale als Resultat des Lebens in einer anderen Umgebung, sondern lediglich, daß irgendein Faktor, vielleicht „ein Übermaß an Nahrung“, die genetische Variabilität als solche steigert. Und Darwin glaubte ferner, diese größere Variabilität sei dadurch zu erklären, daß die männlichen und weiblichen Fortpflanzungssysteme „weit empfänglicher für jeden Wechsel der Lebensbedingungen zu sein scheinen als irgendein anderer Teil der Organisation“ (*Origin*, S. 8; siehe auch ähnliche Aussagen an anderen Stellen in Darwins Schriften).

Der entscheidende Unterschied zwischen dieser Auslegung und der der Anhänger der indirekten Vererbung liegt darin, daß Darwins Variation keine spezielle Richtung durch die Umwelt oder durch Bedürfnisse des Organismus erhielt. Welcher gerichtete Trend auch immer in der Evolution beobachtet wird, er hat eine andere Ursache: „Es ist die beständige Anhäufung durch die natürliche Auslese . . ., die alle wichtigeren Modifikationen der Struktur entstehen läßt“ (*Origin*, S. 170). In vielen, über Darwins gesamtes Schrifttum verstreuten Feststellungen ist stillschweigend die Überzeugung enthalten, daß das genetische Material gewöhnlich nicht von der Umwelt beeinträchtigt wird. Mit dieser Überzeugung stand Darwin vor den siebziger Jahren des 19. Jahrhunderts im großen und ganzen allein.

Wie aus seinen Notizbüchern hervorgeht, hatte sich Darwin, seit er zum ersten Mal über Evolution nachzudenken begann, mit dem Problem der Vererbung auseinandergesetzt, doch sagte er in *Origin of Species* wenig über diesen Gegenstand. Er war davon überzeugt, daß der größte Teil der individuellen Variation erblich sei. „Vielleicht die richtigste Art, die ganz Frage zu betrachten, wäre, bei jedem Merkmal Erblichkeit als Regel und Nichterblichkeit als Ausnahme anzunehmen“ (*Origin*, S. 13). Selbstverständlich kann die natürliche Auslese kein Merkmal begünstigen, das nicht erblich ist, folglich „ist jede Variation, die nicht vererbt wird, für uns unwichtig“ (*Origin*, S. 12). Erst in seinem Werk über das *Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustand der Domestikation* (1868) veröffentlichte Darwin seine Ansichten über Vererbung in seiner Theorie der Pangenesis. Wir werden uns dieser Theorie gleich zuwenden; um aber die Analyse zu erleichtern, möchte ich zuvor darauf hinweisen, daß es zwei Komponenten von Darwins Vererbungstheorie gibt, über die die Wissenschaftshistoriker noch zu keiner vollständigen Übereinstimmung gekommen sind. Die erste ist die Frage, ob Darwin Mischvererbung oder partikuläre Vererbung vertrat. Da das Wesen dieses Meinungsstreits nur in Begriffen der Mendelschen Vererbung völlig geklärt werden kann, werden wir seine Erörterung bis nach der Darstellung der Wiederentdeckung Mendels verschieben (siehe

Kapitel 17). Die zweite Meinungsverschiedenheit betrifft die Frage, in welchem Ausmaß Darwin von indirekter Vererbung, und insbesondere von einer Vererbung erworbener Eigenschaften überzeugt war.

Indirekte oder direkte Vererbung

Die Überzeugung, daß entweder die Umwelt oder „Gebrauch-Nichtgebrauch“ (oder beide) die Vererbbarkeit von Merkmalen beeinflussen, wurde bis fast zum Ende des 19. Jahrhunderts allgemein (Zirkle, 1946) und von zahlreichen Biologen noch weit bis in das 20. Jahrhundert hinein vertreten (Mayr und Provine, 1980): Man faßt diese Überzeugung gewöhnlich mit den Worten „Vererbung erworbener Eigenschaften“ zusammen, doch ist dies keine sehr präzise Ausdrucksweise, da diese Auffassung gewöhnlich auch das Postulat einer Modifizierbarkeit des genetischen Materials durch allgemeine klimatische und andere Umweltgegebenheiten (Geoffroyismus) oder unmittelbar durch die Ernährung einschloß, ohne daß periphere (phänotypische) Merkmale notwendigerweise als Vermittler dienten. Der Glaube, daß Erfahrungen der schwangeren Mutter oder Dinge, die ihr zustießen, Einfluß auf die Nachkommen haben, ist in der Bibel enthalten (Moses I, 30) und es wurde in der teratologischen Literatur als ein Hauptgrund für die Geburt von Monstern akzeptiert. *Tatsächlich ist* in diesen Fällen eine nicht-genetische Modifikation des Phänotyps häufig die richtige Erklärung.

Diesem Glauben liegt die Vorstellung zugrunde, daß das Erbmaterial selbst plastisch oder veränderlich sei. Es kommt bei dieser Theorie nicht darauf an, ob sich das genetische Material langsam oder schnell, oder ob es sich unmittelbar oder auf dem Wege über „erworbene Eigenschaften“ verändert; worauf es ankommt, ist die Überzeugung, daß das Erbmaterial nicht konstant, nicht unveränderlich ist. Seltsamerweise war die indirekte Vererbung so universell akzeptiert, galt sie derart als axiomatisch, daß man erst nach 1850 überhaupt die ersten Versuche unternahm, sie zu rechtfertigen und ihre Mechanismen zu erarbeiten. Die ersten Bemühungen dieser Art stammen u. a. von Darwin, Spencer und Haeckel (Churchill, 1976). Mit Ausnahme einiger weniger Pioniere, die unbeachtet blieben, kamen die ersten Vorschläge einer möglicherweise ausschließlich direkten Vererbung sogar noch später (siehe unten).

Die Neo-Lamarckisten gegen Ende des 19. Jahrhunderts nahmen an, Lamarck sei der Vater des Konzepts der „Vererbung erworbener Eigenschaften“. Tatsächlich jedoch war dies bereits im 18. Jahrhundert die allgemein übliche Auffassung, die von allen hervorragenden Biologen der Zeit (einschließlich Buffons und Linnaeus') vertreten wurde. Blumenbach zum Beispiel glaubte, die dunkelhäutigen Menschenrassen stammten von den hellhäutigen Rassen ab und hätten sich durch die Einwirkung des starken Sonnenlichts der Tropen auf die Leber verändert: Die Sonne habe zu einer Schwärzung der Galle geführt, die wiederum eine Pigmentablagerung in der Haut ausgelöst habe. Herder konnte das aus besserer Kenntnis menschlicher Rassen leicht widerlegen: Weiße Menschen, die in den Tropen lebten, bekämen keine schwarze Haut, ebenso wenig wie ihre Kinder, und umgekehrt blieben die Nachkommen der afrikanischen Sklaven auch nach vielen Generationen in gemäßigten Zonen dunkelhäutig; eine auffällige Änderung der Hautfarbe war in allen Fällen durch eine Rassenkreuzung bedingt. Am gründlichsten jedoch fegte Prichard (1813) die Behauptung eines klimatischen Einflusses auf die Rassenmerkmale des Menschen hinweg. Er kam zu dem Schluß, „daß die Farbe, die der El-

ter dadurch erwirbt, daß er Wärmeeinwirkung ausgesetzt ist, nicht an seine Nachkommen weitergegeben wird und folglich nicht an der Erzeugung natürlicher Varietäten beteiligt ist.“ Die gleiche Wirkungslosigkeit des Klimas ließ sich auch für Tiere zeigen. Arten, die viele Generationen hindurch in Zwingern oder zoologischen Gärten gezogen worden waren, änderten ihr Äußeres nicht im geringsten. Trotz solcher frühen Hinweise auf die Ungültigkeit dieses Konzepts, hielten die meisten Autoren hartnäckig an der indirekten Vererbung fest. Die einzige Konzession, die ihre Anhänger dem dagegensprechenden Beweismaterial machten, war die Annahme, daß es sowohl direkte als auch indirekte Vererbung gäbe.

Die Vorstellung einer unveränderlichen Essenz, das Credo der Essentialisten, scheint einen Glauben an direkte Vererbung erforderlich zu machen. Es ist mir daher ein Rätsel, wie die Essentialisten zu jener Zeit so allgemein imstande waren, die indirekte Vererbung mit dem Begriff einer konstanten Essenz in Einklang zu bringen. Sie wichen dem Dilemma aus, indem sie alle Merkmale, die der indirekten Vererbung unterlagen, als „nebensächlich“ definierten, so daß ihre Variation die Essenz nicht beeinträchtigte. Louis Agassiz ging einen Kompromiß ein: er behauptete, es mache einen Teil des spezifischen Potentials der Essenz aus, daß sie imstande sei, auf die Umwelt zu reagieren und sogar „prophetisch“ zu sein. Konsequenter Essentialisten sahen sich nach Beispielen um (etwa wandernden menschlichen Rassen), wo eine Veränderung des Klimas keinen permanenten Einfluß hatte. C. F. Wolff zum Beispiel bemerkte mit Genugtuung, bestimmte Pflanzen hätten sich zwar dramatisch verändert, wenn sie vom westlichen Rußland (St. Petersburg) nach Sibirien verpflanzt worden seien, ihre Nachkommen kehrten jedoch nichtsdestoweniger zu ihrer ursprünglichen Form zurück, wenn man sie nach St. Petersburg zurückbrachte. Dies war für ihn der Beweis dafür, daß der Einfluß der äußeren Faktoren nicht bis zu der essentiellen Organisation des Organismus vordringen konnte (Raikow, 1947; 1952). Hier war eine mögliche Grundlage für eine Theorie der direkten Vererbung, aber man verfolgte diese Ergebnisse nicht weiter.

Entscheidende Bedeutung gewann die Frage, ob es indirekte Vererbung gab oder nicht, erst, nachdem die Evolutionstheorie aufgestellt worden war. Beruhte die Evolution auf einer Vererbung erworbener Eigenschaften, wie Lamarck glaubte? Die Umsiedlung von Pflanzen in andere Umwelten, insbesondere vom Tiefland in die Berge und zurück, wurde nach 1859 zu einer beliebten Methode zum Testen des Umwelteinflusses (siehe die Experimente von Bonnier und Kerner). Allerdings war dieses Verfahren nicht sehr zufriedenstellend, denn die Individuen der meisten Flachlandarten ertrugen das alpine Klima nicht; benutzte man dagegen Arten, die alpine Ökotypen besaßen, so waren außerordentliche Vorsichtsmaßnahmen nötig, um eine Vermischung der verpflanzten Arten mit den lokalen Ökotypen zu verhindern; so hatte Kerner's Folgerung, „in keinem Fall wurde eine permanente oder erbliche Modifikation in Form oder Farbe beobachtet“, nur geringe Aussagekraft. Die Frage wurde schließlich nach den dreißiger Jahren des 20. Jahrhunderts durch die Arbeiten von Clausen, Hiesey und Keck endgültig geklärt, aber zu jener Zeit war eine Widerlegung der Vererbung erworbener Eigenschaften nicht mehr notwendig.

Darwin und die indirekte Vererbung

Sein Leben lang war Darwin davon überzeugt, es gäbe sowohl indirekte als auch direkte Vererbung; allerdings wechselte seine Meinung über die relative Bedeutung der beiden. In seinen früheren Notizbüchern überwog eindeutig die indirekte Vererbung. Obgleich er nicht völlig überzeugt war, notierte er sogar die Möglichkeit eines väterlichen Einflusses auf spätere Schwangerschaften bei Kreuzungen zwischen Rassen (B, S. 32, 181; C, S. 152), sowie auch die Möglichkeit, daß das „Wollen der Eltern“ die Nachkommen beeinflussen könne (B, S. 219). Die meisten seiner Aussagen sind so vage, daß man sie ebenso gut auch als Darstellungen nicht-genetischer Änderungen oder als Auswirkungen auf spätere Generationen interpretieren kann (B, S. 3, 4; C, S. 68, 69, 70, 195, 220). Doch selbst zu jener Zeit bestritt Darwin entschieden, daß drastische körperliche Veränderungen, wie etwa Verstümmelungen, genetische Folgen haben könnten (C, S. 65–66, 83; D, S. 18, 112).

In *Origin of Species*, mehr als zwanzig Jahre später, führt Darwin keine fragwürdigen überlieferten Mythen der Züchter mehr an, und nachdem er die natürliche Auslese als das kausale Element des evolutiven Wandels akzeptiert hatte, verließ er sich in der Hauptsache auf direkte Vererbung. Das sorgfältige Studium seines Werkes ergibt jedoch, daß Darwin immer noch gelegentlich Beweise zitiert, die zugunsten der indirekten Vererbung zu sprechen scheinen. Er akzeptierte drei potentielle Quellen einer derartigen Variation. Die erste, eine Folge von Umweltveränderungen, die auf dem Wege über das Fortpflanzungssystem verstärkte Variabilität auslösen, läßt sich mit der direkten Vererbung in Einklang bringen. Die anderen beiden jedoch (der unmittelbare Effekt der Umwelt und der Effekt von Gebrauch und Nichtgebrauch) erfordern einen Glauben an indirekte Vererbung.

Direkter Einfluß der Umwelt

Die Umwelt war für Darwin eine mögliche Ursache der Variation. Wiederholt stellt er in *Origin of Species* fest, daß „Klima, Nahrung etc. vermutlich einen leichten und unmittelbaren Effekt hervorbringen“ (S. 85; ähnliche Aussagen werden auf Seiten 15, 29, 43 und 132 gemacht). Darwin machte häufig Bemerkungen über die große Zahl wie auch die große Variabilität der Rassen von Haustieren und Kulturpflanzen. Er schrieb diese gesteigerte Variabilität veränderten und besonders günstigen Lebensbedingungen zu. Tatsächlich ist bei Kulturpflanzen Bastardierung die Hauptquelle der größeren Variabilität (Darwin war sich dessen in gewissem Maße bewußt), während dagegen bei einigen Haustierstämmen die Zerstörung gut ausgeglichener epistatischer Systeme durch intensive Inzucht dafür verantwortlich war (Lerner, 1954). Ebenso häufig betont Darwin, solche direkten Auswirkungen seien „von recht untergeordneter Bedeutung im Vergleich zu den Auswirkungen der natürlichen Zuchtwahl“ (S. 209). Diese Bedeutungslosigkeit der „Lebensverhältnisse“ für die Produktion neuer Variation wird auch auf den Seiten 10 und 134 festgehalten. Viel klarer drückte sich Darwin allerdings in einem Brief an Hooker aus (*LLD*, II, S. 274; dt. S. 84): „Mein Schluß ist der, daß äußere Bedingungen äußerst wenig tun, ausgenommen, daß sie einfach Variabilität verursachen. Diese bloße Variabilität (welche die Ursache davon ist, daß das Kind seinen Eltern nicht völlig ähnlich ist) betrachte ich als sehr verschieden von der Bildung einer ausgezeichneten Varie-

tät oder einer neuen Species. ... Die Bildung einer scharf ausgeprägten Varietät oder einer Species betrachte ich als beinahe gänzlich Folge der Zuchtwahl von dem, was man inkorrekterweise zufällige Abänderung oder Variabilität nennen kann.“ Da er keine klare Unterscheidung zwischen Genotyp und Phänotyp machte, ist es in nahezu allen von ihm genannten Fällen unmöglich zu sagen, ob er meinte, die durch die Umwelt induzierte Variation sei genetischer Natur oder nicht.

In wohl keiner anderen Periode seines Lebens schätzte Darwin den direkten Umwelteinfluß so niedrig ein wie zu der Zeit, als er *Origin of Species* schrieb. 1862 aber, nachdem er den ersten Band von *Das Variieren der Tiere und Pflanzen* abgeschlossen hatte, schrieb er an Hooker: „Mein gegenwärtiges Buch führt mich dazu, viel mehr an die unmittelbare Aktion der physikalischen Gegebenheiten zu glauben“ und 1878 gab er zu: „Ich habe vermutlich die Macht äußerer Bedingungen in den früheren Ausgaben von *Origin of Species* unterschätzt“ (in Vorzimmer, 1970, S.264). An Galton schrieb er 1875: „Von Jahr zu Jahr schreibe ich solcher Wirkung [Modifikation ‚durch Gebrauch und Nichtgebrauch während der Lebenszeit des Individuums‘] mehr zu.“

Der Effekt von Gebrauch und Nichtgebrauch

Unter all den Erscheinungen, die Darwin als Beweis für die indirekte Vererbung ansah, war die wichtigste für ihn der Effekt von Gebrauch und Nichtgebrauch. Zu dieser Überzeugung kam er durch das Studium der Haustiere. „Es kann wenig Zweifel daran bestehen, daß der Gebrauch bei unseren Haustieren gewisse Teile kräftigt und vergrößert, während der Nichtgebrauch sie schwächt, und daß solche Modifikationen erblich sind“ (*Origin*, S. 134). Darwin war von der Bedeutung dieses Faktors so sehr überzeugt, daß er seiner Erörterung in Kapitel V von *Origin of Species* einen ganzen Abschnitt (S. 134–139) widmete. Als Beispiele behandelt er die Verkleinerung der Flügel bei flugunfähigen Vögeln, den Verlust der Vordertarsen bei Mistkäfern, die Flügellosigkeit von Käfern auf Madeira (zum Teil), die Verkleinerung der Augen bei Maulwürfen und anderen wühlenden Tieren und den Verlust von Augen und Pigment bei Höhlentieren. In bezug auf rudimentäre Organe im allgemeinen, sagte Darwin: „Ich glaube, daß Nichtgebrauch der Hauptanlaß ihrer Erzeugung gewesen ist“ (S. 454). Welche Bedeutung er diesem Faktor zuschreibt, ergibt sich aus der Häufigkeit, mit der er ihn in *Origin of Species* als Agens der Evolution anführt (beispielsweise auf den Seiten 11, 43, 134, 135, 136, 137, 168, 447, 454, 472, 473, 479 und 480). Gebrauch und Nichtgebrauch ist natürlich nur dann von Bedeutung, wenn man an eine Vererbung erworbener Eigenschaften glaubt. Dies bestätigt Darwin wiederholt. Er beschreibt, wie das regelmäßige Melken bei den Kühen zu einer erblichen Vergrößerung des Euters führt. Darwin ist sich seiner Sache absolut sicher: „Modifikationen [aufgrund von Gebrauch und Nichtgebrauch] werden vererbt“ (S. 134).

Es bereitet dem modernen Evolutionisten keine Schwierigkeit, alle angeblichen Effekte des Nichtgebrauchs mit einem Nachlassen der stabilisierenden Auslese zu erklären, das oft noch durch Gegenauslese verstärkt wird. Darwin erkannte zwar, daß die Selektion einen Beitrag zur Erzeugung rudimentärer Organe leistete (S. 143), doch war er nicht bereit, so weit zu gehen, sich bei der Erklärung der Existenz rudimentärer Organe völlig auf die Auslese zu verlassen.

Sein Denken war immer noch so sehr von prä-darwinschen Konzepten beeinflusst, daß er gelegentlich Beobachtungen mit Gebrauch und Nichtgebrauch erklärte, die für

uns ganz offensichtlich durch natürliche Auslese bedingt sind. Zum Beispiel fand er bei sorgfältigen Messungen, daß „die Flügelknochen der Hausente im Verhältnis zum ganzen Skelett leichter und die Beinknochen schwerer sind als bei der Wildente“ (S. 11). Sonderbarerweise schreibt er dies nicht der Auslese während der Domestikation zu, sondern nimmt an, die Modifikation sei zum Teil nicht-genetischer Natur, entspreche also den Unterschieden bei in unterschiedlichen Böden wachsenden Pflanzen, und sei zum anderen Teil „eine Folge des Umstandes . . ., daß die Hausente weniger fliegt und mehr läuft als die wilde Verwandte“ (S. 11). Seine Erfahrung mit Pflanzen und Pflanzenzüchtern veranlaßte Darwin, eine weit größere phänotypische Plastizität bei Tieren zu akzeptieren als man tatsächlich vorfindet.

Noch eine andere Beweiskette zeigt, daß Darwin von der indirekten Vererbung überzeugt war. Er glaubte, die genetische Grundlage eines Merkmals würde gestärkt, wenn der Organismus lange Zeit hindurch denselben Umständen ausgesetzt sei oder wenn die Struktur beständig benutzt würde: „Wenn die Varietät lange im Blut ist, wird sie stärker und stärker“ (C, S. 136). Bei der Überlegung, ob „einige Aktionen erblich und instinktiv werden und andere nicht“, kommt er zu dem Schluß: „Daher können es nur jene Handlungen sein, die viele aufeinanderfolgende Generationen in gleicher Weise zu tun gezwungen sind“ (C, S. 171), und „je länger irgendeine Veränderung im Blut ist, um so nachhaltiger ist sie, und je kürzer, um so weniger anhaltend“ (D, S. 17; auch D, S. 13). Erst hundert Jahre später erkannte man, dies als das Resultat der stabilisierenden Selektion.

Darwin schloß aus diesen Überlegungen, je älter ein Haustierstamm oder eine geographische Varietät sei, um so stärker sei auch sein Einfluß bei Kreuzungen. Er nennt dies „Yarrells Gesetz“ nach William Yarrell, einem seiner Tierzüchterfreunde, von dem er diese Verallgemeinerung allem Anschein nach übernommen hatte (C, S. 1, 121; D, S. 7–8, 91). Er gibt allerdings zu, daß dieses Gesetz nicht immer gilt (E, S. 35).

Andererseits würde ein Merkmal schwächer, wenn es ungünstigen Bedingungen ausgesetzt ist. Darwin glaubte, „wenn wir viele Generationen hindurch . . . verschiedene Kohlarten auf kargem Boden anbauen . . ., [würden] sie größtenteils oder sogar ganz zur Form ihrer wilden Stammeltern zurückkehren“ (*Origin*, S. 15). Vorstellungen dieser Art waren zu jener Zeit unter den Tier- und Pflanzenzüchtern allgemein verbreitet [2].

In jüngerer Zeit haben sich verschiedene Historiker C. D. Darlington's Behauptung (1959) angeschlossen, Darwin habe in der ersten Ausgabe von *Origin of Species* lediglich direkte Vererbung anerkannt, habe aber, nachdem er 1867 Jenkins Kritik gelesen habe, „auf die Annahme zurückgegriffen, daß erworbene Merkmale vererbt würden“. Diese Behauptung ist in jedem Detail falsch, wie Vorzimmer (1963; 1970) und andere nachgewiesen haben und wie auch aus der obigen Analyse hervorgeht. Zwar sei zugegeben, daß Darwin in seinem späteren Leben der indirekten Vererbung ein wenig mehr Einfluß zugestand als 1859, aber sie wurde niemals zu einer wichtigen Komponente seiner Theorie. Wann auch immer er den Beitrag der Vererbung erworbener Eigenschaften zum evolutiven Wandel mit dem der natürlichen Auslese verglich, machte er es stets völlig deutlich, daß er weiterhin die Auslese als den entscheidend wichtigen Faktor betrachtete.

Darwins These der Pangenesis

Kapitel XXVII von Darwins Werk *Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication* (1868) ist seiner „provisorischen Hypothese der Pangenesis“ gewidmet, wie es in der Kapitelüberschrift heißt [3]. Darwin rechtfertigt seine Hypothese mit den Worten, sie möge „dadurch von Nutzen sein, daß eine Menge von Thatsachen zusammengebracht wird, welche bis jetzt durch keine gemeinsame Ursache verbunden, zerstreut vorliegen“ (1868, S. 357). Und im Untertitel desselben Kapitels führt Darwin auf: „Die Thatsachen, die unter einem Gesichtspunkte zu vereinigen sind, nämlich die verschiedenen Arten der Reproduction – die directe Wirkung des männlichen Elements auf das weibliche – Entwicklung – die functionelle Unabhängigkeit der Elemente oder Einheiten des Körpers – Variabilität – Vererbung – Rückschlag.“

Eine einfache Theorie konnte nicht alle Antworten auf dieses ehrgeizige Programm geben, und Darwins Theorie der Vererbung, der er selbst etwas irreführend den Namen „die Hypothese der Pangenesis“ gab, ist in der Tat ein ganzes Paket von Theorien. Die erste dieser Theorien besagt, daß die Übertragung von Erbanlagen, wie auch die Steuerung der Entwicklung, von individuell verschiedenen, sehr kleinen und somit unsichtbaren Partikeln verursacht wird, den sogenannten Gemmulae (siehe oben). Jede Zellsorte im Körper ist durch eine eigene Sorte von Gemmulae vertreten; das Mosaik von Merkmalen in Bastarden ist durch das Vermischen elterlicher Gemmulæ verursacht, und die Rückkehr zu ancestralen Merkmalen (ein Phänomen, das Darwin außerordentlich faszinierte) durch die Aktivierung zuvor ruhender Gemmulae.

Wie de Vries (1889) als erster klar darlegte, war diese genetische Theorie Darwins, die vorschlug, daß es für jedes der verschiedenen Merkmale eines Organismus getrennte, unabhängige, korpuskuläre Grundlagen gäbe, die erste in sich geschlossene und widerspruchsfreie Vererbungstheorie. Sie ermöglichte es, eine große Zahl von Beobachtungen zu erklären, und es ist eine historische Tatsache, daß alle nachfolgenden Vererbungstheorien, insbesondere die von Galton (1876), Weismann (1883–1892) und de Vries (1889), stark von Darwins Theorie beeinflusst waren. Sie erlaubte eine Erklärung (die von der späteren Erklärung Mendels nicht sehr verschieden war) der „Präpotenz“ (Dominanz) und „Reversion“ (Rezessivität), Regeneration und anderer genetischer und entwicklungsmäßiger Phänomene.

So wie bisher dargestellt, konnte diese Theorie eine Vererbung erworbener Merkmale nicht erklären. Auf welche Weise konnte der Effekt von Gebrauch und Nichtgebrauch auf periphere Organe (Hände, Haut, Augen, Gehirn) den Fortpflanzungsorganen mitgeteilt werden? Zu diesem Zweck schlug Darwin eine „Transport-Hypothese“ (wie de Vries sie später nannte) vor. In jedem Stadium des Lebenszyklus können Zellen Gemmulae abgeben, „welche durch den ganzen Körper frei circulieren und welche, wenn sie mit gehöriger Nahrung versorgt werden, durch Theilung sich vervielfältigen und später zu Zellen entwickelt werden können, gleich denen von welchen sie herrühren“ (Darwin, 1868, S. 374). Dieses Zirkulieren der Gemmulae ist der zweite Teil von Darwins Theorie, der es den Gemmulae gestattete, sich in den Geschlechtsorganen oder, im Falle der Pflanzen, in Knospen anzuhäufen. Schließlich werden „bei Variationen, welche durch die directe Einwirkung veränderter Lebensbedingungen verursacht werden ... die Gewebe des Körpers nach der Theorie der Pangenesis direct durch die neuen Bedingungen afficirt und produzieren demzufolge modificierte Gemmulae, welche mit ihren neuerdings erlangten Eigenthümlichkeiten an die Nachkommen weitergegeben werden“ (S. 394–395).

Dies ist die Pangenesis-Theorie im engeren Sinne, und diese meinten Darwins Kritiker gewöhnlich, wenn sie von Darwins Pangenesisstheorie sprachen. Die Idee eines Transports von Keimmaterial aus dem Körper zu den Fortpflanzungsorganen stammte allerdings keineswegs von Darwin; Zirkle (1946) gelang es, angefangen mit Hippokrates, insgesamt neunzig Vorläufer zu nennen (siehe auch Lesky, 1950, S. 1294–1343). Darwin selbst (1868, S. 375) nennt die mehr oder weniger ähnlichen Theorien von Buffon, Bonnet, Owen und Spencer, und zeigt, wo sich seine Theorie von jenen unterscheidet.

Darwin behandelte seine Transporttheorie zurückhaltend, nannte sie „einen verrückten Traum“ und „totegeboren“; dennoch glaubte er, daß „sie eine große Wahrheit enthalte“. Sie wurde natürlich sofort widerlegt (siehe unten). Ironisch daran ist, daß die Theorie unnötig wurde, als Weismann fünfzehn Jahre später eine indirekte Vererbung widerlegte, wobei er sich auf ein überwältigendes Aufgebot an Fakten und Theorie stützte. Wenn es keine Vererbung erworbener Eigenschaften gibt, so besteht auch keine Notwendigkeit, eine Wanderung genetischen Materials vom Soma zu den Keimzellen zu postulieren.

Der Niedergang der Annahme einer indirekten Vererbung

Darwin betonte als einer der ersten Autoren das Überwiegen der direkten Vererbung, aber selbst er konnte sich, wie wir gesehen haben, nicht völlig von der indirekten Vererbung lösen. Wer war es dann, der dies unzweideutig tat? Alle Verfechter der Präformation müßten eigentlich implizite die indirekte Vererbung ablehnen, doch weiß ich keinen Autor, der dies jemals deutlich gesagt hätte. Gelegentlich wird die Meinung vertreten, Prichard habe in der ersten Ausgabe (1813) seines Buches *Researches in the Physical History of Man* als erster eine indirekte Vererbung abgelehnt. In der Tat verneinte Prichard, daß das Klima für Rassenunterschiede beim Menschen verantwortlich sei, aber er berücksichtigte immer noch indirekte Vererbung für kulturelle und andere Faktoren, und in den späteren Auflagen seines Buches akzeptierte er die indirekte Vererbung in stärkerem Maße. Lawrence (1819) sagte zwar: „Die Nachkommen erben nur ihre [ihrer Eltern] angeborenen Eigenarten und nicht irgendeine der erworbenen Eigenschaften“, doch glaubte er an Geburtsschäden als Folgen von Erlebnissen der schwangeren Mutter, und es lassen sich noch andere Hinweise finden, die darauf hindeuten, daß er gelegentlich an indirekte Vererbung glaubte (Wells, 1971). Bis in die siebziger Jahre des 19. Jahrhunderts taten dies wohl alle anderen Autoren auch. Vielleicht als erster lehnte His das Auftreten indirekter Vererbung kategorisch ab: „Bis zum Eintritt besserer Beweise halten wir an dem Satze fest, daß die im individuellen Leben erworbenen Eigenschaften sich nicht vererben“ (1874, S. 158). Mit der Zeit folgten Weismann (1883), Kölliker (1885), Ziegler (1886) und andere seinen Spuren (Churchill, 1976).

Aus den Kontroversen zwischen den Verfechtern der konstanten Vererbung und ihren Gegnern (etwa Virchow) läßt sich erkennen, wie axiomatisch der Glaube an eine Vererbung erworbener Eigenschaften noch in den achtziger Jahren des 19. Jahrhunderts war und in welchem Umfang er von den zeitgenössischen Ideen über die Natur des Lebens gestützt wurde.

Darwins Vetter Francis Galton (1822–1911) [4] lehnte indirekte Vererbung weitgehend, aber vielleicht doch nicht völlig ab. In den siebziger Jahren des 19. Jahrhunderts entwickelte er einige außerordentlich prophetische Gedanken über die Vererbung, von

denen die zeitgenössischen Biologen allem Anschein nach keine Notiz nahmen; zum Teil, weil Galton in nichtbiologischen Zeitschriften veröffentlichte, und zum Teil, weil einige seiner höchst originellen Gedanken überhaupt nicht publiziert wurden. Dies trifft zum Beispiel auf eine Erklärung der Bastardmerkmale zu, die Galton Darwin brieflich am 19. Dezember 1875 mitteilte. Hier schlägt er eine typisch Mendelsche Theorie der Vererbung über Partikel vor, bei der die Erbinheiten nicht miteinander verschmelzen, sondern sich trennen können (Olby, 1966, S. 72). Doch war er nicht besonders an auffallenden, diskontinuierlichen Merkmalen (wie roten und weißen Blüten) interessiert. Sein Anliegen waren weit mehr solch generalisierte Merkmale wie Größe und (beim Menschen) Intelligenz. 1876 veröffentlichte Galton eine detaillierte, abgerundete Theorie der Vererbung, in der er viele Ideen (einschließlich der Reduktionsteilung) vorwegnahm, die später von Weismann und anderen entwickelt wurden.

Galton akzeptierte Darwins Theorie „einer Vielzahl organischer Einheiten, von denen jede ihre eigenen speziellen Attribute besitzt“. Da er jedoch Darwins These der Pangenesis ablehnte (zumindest jenen Teil, den de Vries als „Transporttheorie“ bezeichnete), konzentrierte er sich auf die Tatsache, daß das gesamte Potential eines Organismus in dem befruchteten Ovum eingeschachtelt ist. Für diese Gesamtsumme der genetischen Partikel prägte er den Ausdruck *stirp*, allem Anschein nach dasselbe wie Weismanns Keimplasma (1883) und Nägelis Idioplasma (1884). Wie Darwin ließ sich auch Galton stark durch die Rückkehr zu ancestralen Zuständen beeindrucken, ebenso wie durch die Tatsache, daß bei einem Individuum plötzlich Merkmale auftreten konnten, die bei seinen Eltern nicht beobachtet worden waren. Er kam daher, wie Naudin (1865) vor ihm, zu dem Schluß, daß „es vergleichsweise wenigen ... der Wirtskeime [in dem Erbgut (*stirp*)] gelingt, sich zu entwickeln“, während die anderen ruhen, manchmal generationenlang (1876). Er erörterte die Bedeutung der Sexualität und kam zu dem Schluß, daß es ihre Funktion sei, die genetische Variabilität zu erhalten, d. h. den Verlust von Genen zu verhindern, wie wir heute sagen würden. Wie er feststellte, ist es sehr unwahrscheinlich, daß ein solcher Verlust eintritt, wenn das befruchtete Ei aus den Beiträgen der beiden Eltern zusammengesetzt ist. Er erkannte die Notwendigkeit einer Reduktionsteilung des Zellkerns und entwickelte (lange vor Weismann) eine Theorie der Keimauslese (1876, S. 334, 338). Wie alle seine Zeitgenossen (mit Ausnahme Mendels) glaubte er daran, daß jede genetische Determinante in der Erbmasse durch zahlreiche identische Kopien vertreten sei; er erörterte zufällige Fixierung und hatte viele andere interessante Vorstellungen. Leider faßte er, der Spencerschen Tradition verwurzelt, die Vererbung sehr im Sinne von „Bewegungen und Kräften“ auf, und deshalb ist seine Erklärung der Ontogenese als Resultat der Vererbung sehr unbefriedigend. (Nach 1885 entwickelte Galton eine völlig andere Vererbungstheorie; siehe Kapitel 18.)

Derjenige Teil der Erbanlagen, der nicht im Verlauf der jeweiligen individuellen Entwicklung verbraucht wird, wird von Generation zu Generation weitergegeben. Auf welche Weise genau der evolutive Wandel stattfindet, ist nicht erklärt, und obgleich Galton während all der Jahre die indirekte Vererbung ablehnte, ist sie dennoch in der mysteriösen Aussage enthalten: „Es mag sehr wohl geschehen, daß es einer Art von Keimen während vieler Generationen nicht gelungen ist, sich zu entwickeln, wobei sie sich am Ende dieser Zeit beträchtlich verändert haben können“ (1876, S. 338). Galton übernahm diese Erklärung, weil er „den Beweis [akzeptierte], daß strukturelle Veränderungen Rückwirkungen auf die sexuellen Elemente haben können“ (S. 348), aber er lehnte Darwins Transporthypothese ab. Um sie experimentell zu widerlegen, führte er Bluttransfu-

sionen unter Kaninchen mit verschiedenfarbigem Fell durch. Danach kreuzte er diese Tiere untereinander, aber ihre Nachkommen zeigten niemals eine Abweichung von der elterlichen Farbe, wie dies der Fall hätte sein müssen, wenn entsprechend Darwins Hypothese fremde Gemmulae im Blut zirkuliert hätten. Darwin sah sich durch diese Experimente keineswegs dazu veranlaßt, seine Theorie der Pangenesis aufzugeben. Er stellte nur recht ärgerlich fest, die Experimente bewiesen lediglich, daß die Gemmulae auf anderem Wege als durch den Blutkreislauf transportiert würden. Diese Möglichkeit wurde von Castle und Phillips (1909) entscheidend widerlegt, die die Ovarien eines noch nicht geschlechtsreifen schwarzen Meerschweinchens in ein Albinoweibchen transplantierten, dessen Ovarien zuvor entfernt worden waren. Dieses wurde dann mit einem Albinomännchen gepaart und gebar in drei aufeinanderfolgenden Würfen ausschließlich schwarze Junge.

Obwohl Dilettant und Außenseiter, war Galton doch in vielen Bereichen bahnbrechend. Er war ein energischer Verfechter des Populationsdenkens, der deutlicher als irgendeiner seiner Zeitgenossen die Einzigartigkeit des Individuums erkannte. Diese Erkenntnis führte unter anderem dazu, daß er die Einzigartigkeit (und somit den absoluten diagnostischen Wert) der Fingerabdrücke entdeckte, sowie die Bevölkerungsstatistik entwickelte (Hilts, 1973). Zwei der wichtigsten Begriffe der Statistik stammen von ihm: Regression und Korrelation. Am bekanntesten ist Galton vielleicht als Begründer der Eugenik.

Die siebziger Jahre des 19. Jahrhunderts waren eine Übergangsperiode. Die Angriffe gegen die indirekte Vererbung waren unorganisiert und bezogen sich nur auf bestimmte Aspekte dieser Doktrin. In Darwins Theorie der Pangenesis wurde die Zelle noch als die strukturelle Einheit im Organismus angenommen. Sogar Galton, dessen Vererbungstheorie die fortschrittlichste war, versäumte es, sie mit den neuen Erkenntnissen der Zytologie zu verbinden. Folglich fehlte seinen Spekulationen das theoretische Fundament. Ebenso wenig wie Darwin erkannte er, daß sich völlig neue Fragen stellten, sobald man bewiesen hatte, daß nicht die Zelle als Ganzes, sondern der Zellkern der Träger des genetischen Materials ist. Nunmehr mußte man fragen: Welche Beziehung besteht zwischen dem Zellkern und dem Zytoplasma der Zelle? Gibt es etwas, das dem Zellkern, und insbesondere dem Kern der Keimzelle, vom Zytoplasma zugeführt wird?

Man muß sich vergegenwärtigen, daß die Ideen über Vererbung und deren physiische Basis bis in die siebziger Jahre des 19. Jahrhunderts außerordentlich verschwommen waren. Dies alles änderte sich, als man den Zellkern als den Träger der Vererbung erkannte und die komplexe Struktur des Chromatins innerhalb des Zellkerns entdeckte. Die hochkomplizierte Architektur des Keimplasmas sah nicht wie eine Struktur aus, die angemessen auf allgemeine Umwelteinflüsse wie Klima und Ernährung reagieren würde. Eine fein organisierte Chromatinstruktur schien eher mit direkter als mit indirekter Vererbung vereinbar zu sein. Wie verläßlich war das Beweismaterial, das bisher als Beleg für die indirekte Vererbung akzeptiert worden war? Trug das neue Beweismaterial dazu bei, die indirekte Vererbung zu widerlegen? Leider wußten weder Galton noch Darwin von den spektakulären Fortschritten, die zu jener Zeit in Deutschland in der Zytologie gemacht wurden.

August Weismann

Der erste, der nicht nur diese Frage eindeutig stellte, sondern auch in entscheidender Weise beantwortete, war August Weismann (1834–1914), einer der großen Biologen aller Zeiten [5]. Unter all den Forschern, die im vergangenen Jahrhundert über Zytologie, Entwicklung und Vererbung arbeiteten, war er insofern einzigartig, als er ein kompromißloser Verfechter der Selektionstheorie war. Seine Evolutionstheorie, die alle Restbestände des Glaubens an eine Vererbung erworbener Eigenschaften oder an andere Arten indirekter Vererbung eliminierte, wurde als *Neo-Darwinismus* bezeichnet (Romanes, 1895).

Mit seiner sorgfältigen, rationalen Analyse aller Probleme war er von der wissenschaftlichen Methodik her für seine Zeit bemerkenswert. Wenn er ein Phänomen oder einen Prozeß erklären wollte, so bemühte er sich, alle möglichen alternativen Lösungen logisch zu durchdenken. Fast ausnahmslos war unter diesen auch die Lösung, die wir heute als richtig ansehen. Aufgrund der ungenügenden und gelegentlich sogar fehlerhaften Informationen, die zu seiner Zeit zur Verfügung standen, entschied sich Weismann häufig für eine Alternative, die heute abgelehnt wird, doch schmälert das nicht im geringsten die Größe seiner intellektuellen Leistung. Niemals traf er eine voreilige Entscheidung, sondern sondierte immer erst einmal das ganze Feld möglicher Lösungen. Seine Theorie war die erste wirklich umfassende genetische Theorie, und seine Theorien legten die Fundamente für die Forschung der gesamten nächsten Generation. Wie Correns sagte, war die Wiederentdeckung der Mendelschen Gesetze im Jahre 1900 keine große intellektuelle Leistung mehr, nachdem Weismann den Weg bereitet hatte.

Als Jugendlicher war Weismann (der am 17. Januar 1834 in Frankfurt geboren wurde) ein begeisterter Sammler von Schmetterlingen, Käfern und Pflanzen gewesen. Er studierte zuerst Medizin und praktizierte sogar einige Jahre lang, sattelte dann aber auf Zoologie (Histologie) um. Fast gleichzeitig zog er sich eine Augenkrankheit zu, die es ihm unmöglich machte, mikroskopisch zu arbeiten und ihn zwang, sich von einem Teil seiner aktiven beruflichen Tätigkeit zurückzuziehen. Dies sollte sich als ein Segen erweisen. Weismann stieg von empirischen Studien auf theoretische Arbeit um und verwandte seine Zeit auf das Nachdenken über biologische Probleme und ihre Lösung. Evolution durch natürliche Auslese, die materielle Grundlage der Vererbung und die Entwicklungsmechanismen – diesen drei untereinander verbundenen Bereichen galt sein Interesse. Deutlicher als jeder andere seiner Zeitgenossen erkannte er, daß die große Kontroverse über die Gültigkeit des Darwinismus ohne eine umfassende Vererbungstheorie niemals beigelegt werden konnte.

Seine erste größere Schrift über Vererbung erschien im Jahre 1876, eine ganze Reihe wichtiger Aufsätze wurde in den achtziger Jahren des 19. Jahrhunderts publiziert, und schließlich, 1892, kam sein monumentales Werk *Keimplasma* (628 Seiten) heraus. Wie alle phantasiereichen Pioniere war Weismann vorurteilslos und zögerte niemals, seine Theorien zu revidieren, wenn er meinte, dies sei aufgrund neuer Erkenntnisse notwendig. Leider waren seine Revisionen, vor allem jene, die nach 1890 veröffentlicht wurden, im Licht unseres modernen Wissens nicht immer Verbesserungen.

In seiner 1876 vorgeschlagenen Vererbungstheorie erklärte Weismann die Vererbung als etwas, das durch Molekülbewegungen bedingt ist, und zitierte zustimmend Helmholtz' Feststellung (1871, S. 208), daß „alle Gesetze letzten Endes auf Bewegungsgesetze reduziert werden müssen“. Er lehnte Darwins Theorie der Pangenesis eher deshalb ab,

weil sie sich auf „Stoff“ gründete statt auf Bewegung, und nicht so sehr deshalb, weil sie die indirekte Vererbung unterstützte. Zu jener Zeit glaubte Weismann noch an den Einfluß äußerer Bedingungen auf das erbliche evolutive Material (1868, S. 12). Doch wurde sein Vertrauen in die indirekte Vererbung allem Anschein nach allmählich geringer, denn er testete sie in den Jahren 1875–1880 anhand zahlreicher Experimente.

Die genetische Theorie, die Weismann in den Jahren 1883 und 1885 vorschlug, unterschied sich nicht nur gründlich von seinen ersten Bemühungen, sondern war auch wirklich umfassend. Sie war von zwei neuen Einsichten beherrscht. Erstens der, daß alles genetische Material im Zellkern enthalten ist. Wie Weismann deutlich erklärt, beruht sie auf der Vorstellung, daß die Vererbung dadurch zu Stande kommt, daß ein Stoff von bestimmter chemischer und besonders molekularer Beschaffenheit von einer Generation auf die andere sich überträgt (1885, S. 5). Die zweite Einsicht war die Ablehnung der Vererbung erworbener Eigenschaften in jeder Form.

Es gibt drei Möglichkeiten, die Vererbung erworbener Eigenschaften zu widerlegen. Die erste besteht in dem Nachweis, daß die Mechanismen, über die sie angeblich funktionieren soll, unmöglich sind. Dies war der Ansatz, dessen sich Weismann in erster Linie bediente. In der Struktur und bei der Teilung der Zellen findet man nichts, das eine Vererbung erworbener Merkmale möglich machen würde. In der Tat werden bei bestimmten Organismen (Weismann zitiert spezifisch die Hydroidpolypen), die zukünftigen Keimzellen nach nur wenigen Zellteilungen in sehr frühen larvalen Stadien segregiert und sozusagen „auf Eis gelegt“, bis der Fortpflanzungsprozeß in Gang gesetzt wird. Es gibt keinen Weg, auf dem die Einflüsse auf den Rest des Organismus an die Nuklei der segregierten Keimzellen weitergegeben werden können.

Aufgrund dieser Beobachtung gelangte Weismann 1885 zu seiner Theorie der „Kontinuität des Keimplasmas“ [6], die besagt, daß die „Keimbahn“ von Anfang an von der Körper-(Soma-)bahn getrennt ist, und daß daher nichts, was dem Soma widerfährt, den Keimzellen und ihren Kernen mitgeteilt werden kann. Wir wissen heute, daß Weismanns Grundidee – die völlige Trennung des Keimplasmas von seinem Ausdruck im Phänotyp des Körpers – absolut richtig war. Seine Intuition, eine solche Trennung zu postulieren, war einwandfrei. Doch unter den zwei möglichen Wegen, auf denen dies zu erreichen war, wählte er die Trennung der Keimzellen von den Körperzellen, während wir heute wissen, daß die entscheidende Trennung die zwischen dem DNA-Programm des Zellkerns und den Proteinen im Zytoplasma jeder Zelle ist.

Die zweite Möglichkeit, die Vererbung erworbener Eigenschaften zu widerlegen, ist das Experiment. Wenn es eine Vererbung erworbener Eigenschaften gibt, dann muß von dem betroffenen Teil des Körpers etwas an die Keimzellen übermittelt werden. Die alte Theorie von Gebrauch und Nichtgebrauch, an die sogar Darwin mehr oder weniger geglaubt hatte, ließ sich durch den völligen Nichtgebrauch einer Struktur testen (Paynes Experiment); alternativ dazu ließ sich folgende Überlegung experimentell testen: Wenn jeder Körperteil Gemmulae an die Keimzellen sendet, dann müßte die Amputation eines Körperteils während vieler aufeinanderfolgender Generationen zu einer allmählichen Abnahme der Größe dieses Organs führen. Und schließlich: Wenn Veränderungen des Phänotyps von Pflanzen aufgrund von Züchtungsbedingungen erblich wären, so müßte selektive Zucht reiner Linien der größten und der kleinsten Individuen progressive Resultate erzeugen (Johannsen, 1903). Hoffmann und Weismann waren die ersten, die derartige Versuche durchführten; sie wurden bis in die dreißiger und vierziger Jahre des 20. Jahrhunderts fortgesetzt, und die Resultate waren konsequent negativ (siehe

auch Galton, Romanes, sowie Castle und Philipps). Mit anderen Worten: die Theorie bestand keine einzige Probe auf ihre Gültigkeit.

Der dritte Weg, auf dem man die Theorie der Vererbung erworbener Eigenschaften widerlegen konnte, ist der Nachweis, daß sich die Phänomene, die angeblich das Postulat einer Vererbung erworbener Eigenschaften *notwendig machen*, ebenso gut oder besser auf der Grundlage der Darwinschen Theorie erklären lassen. Ein großer Teil des evolutionären Schrifttums der zwanziger, dreißiger und vierziger Jahre des 20. Jahrhunderts war dieser Methode gewidmet (siehe Teil II).

Während der ganzen siebziger Jahre war Weismann von der Vererbung erworbener Eigenschaften überzeugt. Es ist nicht klar, was genau ihn schließlich bekehrte. Ebenso unklar ist, ob Weismann sich zuerst von der Ungültigkeit der Theorie der Vererbung erworbener Eigenschaften überzeigte und dann die Keimbahntheorie übernahm, oder umgekehrt. Tatsache ist, daß er bereits in seiner Schrift aus dem Jahre 1883 so viele Argumente gegen die indirekte Vererbung vorbringt, daß man sich sehr wohl vorstellen kann, seine allgemeine Überzeugung sei dem Vorschlag eines spezifischen Mechanismus vorausgegangen. Diese Auslegung wird durch die Tatsache bestärkt, daß Weismann bereits in den siebziger Jahren ein strenger Anhänger der Selektionstheorie war und vermutlich einfach keines zusätzlichen Mechanismus bedurfte.

Weismanns revolutionäre Ablehnung der indirekten Vererbung stieß auf große Feindseligkeit. Sie wurde nicht nur von den Neo-Lamarckisten angegriffen, die in den achtziger und neunziger Jahren den Höhepunkt ihres Einflusses erreichten, sondern auch von den orthodoxen Darwinisten, die an Darwins gelegentlichem Zurückgreifen auf die Auswirkungen von Gebrauch und Nichtgebrauch festhielten (z. B. Romanes, 1896; Plate, 1903). Dagegen wurde sie von Lankester, Poulton und Thiselton Dyer in England übernommen und hatte bis zu den dreißiger Jahren dieses Jahrhunderts vermutlich mehr Anhänger in England als in Weismanns Heimat. Erst in den dreißiger und vierziger Jahren setzte sie sich als Resultat der Synthese der Evolutionstheorie nahezu universell durch (Mayr und Provine, 1980).

Weismanns Vererbungstheorie

Nach Ausschalten des erschwerenden Faktors der indirekten Vererbung war Weismann bereit, seine eigene Vererbungstheorie vorzuschlagen. Wenn man diese Theorie beurteilt, muß man im Auge behalten, daß Weismann, wie alle anderen deutschen Erforscher der Zytologie und Fortpflanzung, weit mehr daran gelegen war, die genetische Kontrolle der Entwicklung zu erklären als den Mechanismus der Übertragung von Erbfaktoren von einer Generation zur anderen. Er kam zu dem Schluß: „Die gesetzmäßigen Veränderungen ... bei jeder Embryogenese ... müssen ja dann auf entsprechende gesetzmäßige Veränderungen des Idioplasmas bezogen werden“ (1892, S. 61). Einige Jahre später (1899, S. 21) erinnerte er sich: Zu der Zeit, in der er seine Theorie vorschlug, „boten sich zwei Möglichkeiten für die Erklärung der ontogenetischen Differenzierungen: die Annahme einer gesetzmäßig fortschreitenden Zerlegung der in dem Keimplasma enthaltenen Anlagenmasse in immer kleinere Gruppen, und die Annahme, daß sämtliche Anlagen zusammen bleiben in allen Zellen des Bion, daß aber jede von ihnen auf einen spezifischen Reiz abgestimmt ist, der sie allein auslöst: eine reine ‚Zerlegungs‘- und eine reine ‚Auslösungs‘-Theorie. Ich entschied mich für die erstere, weil sie mir nach den damals vorlie-

genden Thatsachen als die wahrscheinlichere erschien und wohl auch erscheinen mußte“. Es war, wie wir alle heute wissen, die falsche Entscheidung.

Bevor ich Weismanns Vererbungstheorie im Einzelnen darstelle, möchte ich noch einmal darauf aufmerksam machen, mit welcher Klarheit er den Unterschied zwischen Genotyp und Phänotyp erkannt hatte. Ja, in einigen seiner Aussagen ist er sehr nahe daran, die Steuerung der Entwicklung durch ein genetisches Programm vorzuschlagen. Er lehnt die in Bonnets Evolutionstheorie postulierte Idee ab, die genetischen Determinanten seien die präformierten Rudimente der zu entwickelnden Teile selbst, und betrachtet diese stattdessen als „arbeitende Lebensteilchen, die in den Gang der Entwicklung in bestimmter Weise und zwar derart eingreifen, daß der Teil, den sie zu bestimmen haben, dabei herauskommt“ (1899, S. 23).

Da Weismann das Problem der Vererbung vom Gesichtspunkt des Entwicklungsphysiologen aus angeht, versucht er, die Natur des genetischen Materials auf der Grundlage seines Effekts auf die Ontogenie zu erklären: „Das Chromatin ist ... im Stande, der Zelle, in deren Kern es liegt, einen spezifischen Charakter aufzudrücken. Da nun die Tausende von Zellen, welche den Organismus zusammensetzen, einen sehr verschiedenen Charakter besitzen, so kann das Chromatin, welches sie beherrscht, nicht das gleiche, es muß vielmehr in jeder Art von Zellen ein verschiedenes sein“ (1892, S. 43).

Weismann postuliert eine ausgeklügelte Hierarchie von Erbeinheiten, die die Ontogenie steuern. Die kleinste dieser Erbeinheiten ist die *Biophore*. Jede Biophore besteht aus einer Gruppe verschiedener Moleküle, die die Fähigkeit haben, zu wachsen und sich zu vervielfachen. Jede Biophore kontrolliert einen spezifischen Zug (Eigenschaft) einer Zelle. Alle lebende Substanz besteht aus Biophoren (1892, S. 56–57). Die Zahl möglicher Sorten von Biophoren ist unbegrenzt, d. h. sie ist so groß wie die Zahl möglicher Molekülkombinationen. Zellkern wie auch Zytoplasma bestehen aus Biophoren; allerdings werden die Eigenschaften des Zytoplasmas einer Zelle von dem Zellkern bestimmt.

Muskelzellen, Blutzellen und andere Komponenten des Körpers werden von spezifischen Verbindungen von Biophoren gesteuert, die Weismann *Determinanten* nennt. Diese nehmen die nächst höhere Stufe in der Hierarchie der Partikel ein. Die Determinanten sind genotypische Einheiten, wohingegen die Biophoren für die physiologische Durchführung verantwortlich sind. Eine einzelne Zelle kann zahlreiche Kopien derselben Determinante enthalten (1892, S. 81). Dies trifft besonders auf den Zellkern der Gamete zu. Der entscheidende Unterschied zwischen Weismanns Theorie und der Mendelschen Vererbungstheorie ist, daß nach Weismann eine einzelne Zelle, einschließlich der Gameten, zahlreiche Kopien derselben Determinante enthalten kann (1892, S. 81), während es in der Mendelschen Theorie nur zwei Kopien gibt (eine von jedem Elternteil). Allein dieser Unterschied in den beiden Postulaten machte die Aufstellung zweier völlig verschiedener Vererbungstheorien erforderlich.

Die Determinanten wiederum sind in einer phylogenetisch erworbenen Architektur zu noch höheren Einheiten verbunden, den *Iden*, die, wie Weismann gelegentlich andeutet, dasselbe wie Chromosomen sind. Das Keimplasma besteht aus mehreren, wenn nicht sogar vielen Iden, die, wie die Biophoren, wachsen und sich vervielfältigen können. Die Replikationsrate jeder dieser Sorten von Einheiten ist von der der anderen unabhängig.

Die entscheidenden Bestandteile von Weismanns Theorie scheinen zu sein:

1. Für jedes Merkmal gibt es eine spezielle Partikel (Biophore).
2. Diese Partikel können wachsen und sich unabhängig von der Zellteilung vervielfältigen.
3. Sowohl Zellkern als auch Zytoplasma bestehen aus diesen Biophoren.
4. Eine Biophore kann in einem einzelnen Zellkern, einschließlich dem einer Keimzelle, durch viele Kopien vertreten sein.
5. Während der Zellteilung können die Tochterzellen verschiedene Sorten und Mengen von Biophoren zugeteilt bekommen (ungleiche Zellteilung).

Soweit wir wissen, sind die Postulate [2] und [5] falsch und dafür verantwortlich, daß es Weismann nicht gelang, zu einer richtigen Vererbungstheorie zu kommen. Mit einer völlig anderen Strategie gelang es Morgan und seiner Schule, dort erfolgreich zu sein, wo Weismann versagt hatte. Statt das Gen ontogenetisch zu erklären zu suchen, befaßten sie sich mit ihm unter dem Gesichtspunkt der Phylogenese; d. h. statt die Einheit der Entwicklungsgenetik zu studieren, untersuchten sie die Einheit der Transmissionsgenetik.

Weismanns klug erdachte Theorie wurde sofort heftig angegriffen, insbesondere von den Botanikern, die die Aktivierungstheorie der Ontogenie bevorzugten (siehe oben). Denn die Tatsache, daß bei vielen Pflanzensorten fast überall eine Knospe erzeugt werden kann, die sich zu einer Blüte entwickelt, wie auch die Tatsache, daß man oft aus einem einzigen Blatt oder aus einer anderen vegetativen Struktur eine neue Pflanze (mit blütenproduzierenden Keimzellen) gewinnen kann, widerlegt restlos eine strenge Trennung von Keim- und Somabahn. Diese und andere Experimente bewiesen gleichfalls, daß eine ungleiche Kernteilung, d. h. eine ungleiche Aufteilung der genetischen Partikel der Mutterzelle auf die zwei Tochterzellen nicht möglich ist. Abgesehen davon hat, wie Roux (1883) überzeugend gezeigt hatte, der gesamte kunstvolle Vorgang der Mitose nur dann einen Sinn, wenn man eine gleiche Teilung des Keimplasmas während der Zellteilung postuliert. Kölliker (1885), Oskar Hertwig (1894) und Driesch (1894) faßten das Be-weismaterial gegen Weismanns ‚Zerlegungstheorie‘ besonders wirkungsvoll zusammen.

Eine alternative Vererbungstheorie

Die verschiedenen kritischen Einwände hatten eine andere Auslegung der genetischen Prozesse während der Ontogenie zur Folge; sie schloß zwei wichtige Konzepte ein, die zum einen den Zusammenhang zwischen Zellkern und Zytoplasma und zum anderen das Problem der Differenzierung betreffen.

Ausgehend von dem chemischen Unterschied zwischen Zellkern (Nuklein) und Zytoplasma schlug Strasburger (1884) vor, der Zellkern bleibe immer unversehrt, erzeuge aber molekulare Erregungen, die sich „auf das umgebende Cytoplasma fort[pflanzen], welche einerseits die Vorgänge des Stoffwechsels in der Zelle beherrschen, andererseits dem durch die Ernährung bedingten Wachstum des Cytoplasma einen bestimmten, der Species eigenen Charakter geben“. Wilhelm His und andere übernahmen ähnliche physikalische Auslegungen. Haberlandt (1887) schlug stattdessen vor, der Zellkern sende nicht Schwingungen, sondern spezifische Moleküle ins Zytoplasma und reguliere damit seine Tätigkeit. De Vries (1910, S. 203) setzte Haberlandts Moleküle mit Enzymen gleich. Leider verfolgte Haberlandt diese bemerkenswerte Theorie, die so nahe daran war, die messenger RNA vorwegzunehmen, niemals weiter.

Stattdessen schlug de Vries vor, die genetischen Einheiten, die Pangene, wanderten vom Zellkern zum Zytoplasma und bestimmten so den Charakter der entsprechenden Zellen. Weismann übernahm diesen Vorschlag (Churchill, 1967). Er war sich völlig darüber klar, daß nicht alle genetischen Einheiten jederzeit und in allen Zellen wirksam sein konnten. Nichtsdestoweniger lehnte er eine Aktivierungstheorie des Gens ab, und zwar aus zwei Gründen: Einmal meinte er, die Aktivität einer Zelle werde durch eine Determinante (ein Aggregat von Biophoren) bestimmt, und er konnte sich nicht vorstellen, was mit einer Zelle geschehen würde, wenn die sie kontrollierende Determinante inaktiviert würde. Außerdem konnte er sich einfach keinen Mechanismus vorstellen, der die Aktivierung oder Inaktivierung von Hunderttausenden verschiedener Determinanten eines Organismus steuern würde: „Wollte man die Annahme machen, daß alle Determinanten des Keimplasmas sämtlichen Zellen der Ontogenese mitgegeben würden, so müßte man die gesamte Differenzierung des Körpers auf ein gesetzmäßig geregeltes Latentbleiben aller Determinanten mit Ausnahme einer bestimmten und für jede Zelle verschiedenen beziehen“ (1892, S. 86). Er kam nicht auf den Gedanken, daß jede Biophore (wir würden heute sagen jedes „Gen“) unabhängig von allen anderen aktiviert und inaktiviert werden könnte oder daß die Aktivität der Zelle durch eine Wechselwirkung zwischen den diffusen Zellprodukten im Zytoplasma und den Produkten der Zellkernaktivität begründet sein könnte. Weismann leugnete Aktivierung und Inaktivierung keineswegs, aber er beschränkte sie auf die Determinanten und nicht auf die Biophoren (1892, S. 100–101). Seine Gegner warfen ihm vor, er glaube an einen extremen Präformismus. Dieser Vorwurf ist zu einem großen Teil gerechtfertigt. Komplexe Merkmale werden durch vorher gepackte Pakete von Biophoren verursacht: Determinanten. Die „Augen“ auf den Federn eines Pfau könnten unmöglich durch große Zahlen unabhängiger Gene erzeugt werden. Sie erfordern einen sorgfältig zusammengepackten Satz von Determinanten, sagt Weismann. Seine Betonung lag ausschließlich auf strukturellen Elementen. Wachstumsraten, Entwicklungsfelder, vorübergehende Perioden der Aktivität oder Inaktivität von Biophoren usw. zog er nicht in Betracht. Diese atomistische Interpretation der Determinierung von Merkmalen in der Aktivierungstheorie trug zur Ablehnung dieser Theorie bei.

Die Kontroversen, die von Weismanns gut durchdachten Theorien heraufbeschworen wurden, begannen sich immer mehr um Entwicklungsprobleme zu drehen und entfernten sich immer stärker von einer echten Vererbungstheorie. Offensichtlich ist dies zum Beispiel im Werk von Oskar Hertwig (1898). Hugo de Vries war mehr oder weniger der einzige Autor, der sich auch weiterhin in erster Linie mit der Transmissionsgenetik befaßte (siehe unten).

Die Bedeutung der Sexualität

Die Verteilung der Erbfaktoren bei der Zellteilung war nicht der einzige Aspekt der Vererbung, über den Weismann theoretisierte. Da er über diese Fragen gründlich nachgedacht hatte, entwickelte er mehrere wichtige neue Theorien; deren eine betraf die umstrittene Rolle der geschlechtlichen Fortpflanzung. Warum sollte eine Mutter die Hälfte ihrer Fortpflanzungskapazität darauf „verschwenden“, männliche Nachkommen zu erzeugen, wenn sich zum Beispiel in parthenogenetischen Arten die Weibchen ohne Befruchtung vermehren und damit ihr Fortpflanzungspotential verdoppeln können? Weis-

mann wies darauf hin, daß es kein gut fundiertes Beweismaterial zugunsten einer der bisher vorgeschlagenen physiologischen Theorien der Sexualität gäbe, etwa der, daß geschlechtliche Fortpflanzung ein Verjüngungsprozeß sei. Vielmehr, so Weismann, ist die geschlechtliche Fortpflanzung die einzige Art und Weise, wie die unbegrenzte individuelle Variation erzeugt werden kann, die für die biologischen Populationen so bezeichnend ist. Im Verlauf der Befruchtung werden „zwei Vererbungstendenzen gewissermaßen miteinander gemischt. In dieser Vermischung sehe ich die Ursache der erblichen individuellen Charaktere und in der Herstellung dieser Charaktere die Aufgabe der amphigonen Fortpflanzung. Sie hat das Material an individuellen Unterschieden zu schaffen, mittelst dessen Selektion neue Arten hervorbringt“ (1886, S. 29).

Diese Idee war alles andere als neu, hatte doch schon in den achtziger Jahren des 18. Jahrhunderts Herder (1784–1791, S. 138) höchst einfühlsam festgestellt: „Das feinste Mittel endlich, dadurch die Natur Vielartigkeit und Bestandheit der Formen in ihren Gattungen verband, ist die Schöpfung und Paarung zweier Geschlechter. Wie wunderbar-fein und geistig mischen sich die Züge beider Eltern in dem Angesicht und Bau ihrer Kinder! als ob nach verschiedenen Verhältnissen ihre Seele sich in sie gegossen und die tausendfältigen Naturkräfte der Organisation sich unter dieselben verteilt hätten. ... ja oft kommen wunderbarerweise die Gestalten lange verstorbener Vorfahren aus dem Strom der Generationen wieder.“ Natürlich hat eine solche Variation keine biologische Bedeutung, solange man sich nicht das Prinzip der natürlichen Auslese zu eigen macht. In Darwins Denken spielte die sexuelle Fortpflanzung als Quelle individueller Variation seltsamerweise nur eine sehr untergeordnete Rolle. Es besteht kein Zweifel daran, daß Weismann der größte Verfechter der Bedeutung der Sexualität als Variationsquelle war (siehe Kapitel 11), obgleich auch Galton (1876, S. 333) sie erkannt hatte [7].

Wenn wir das gesamte Lebenswerk Weismanns betrachten, so flößt uns die Vielfalt der Probleme, die er analysierte, und die unfehlbare Intuition, mit der er immer wieder die richtige Interpretation nahelegte, Achtung ein. Sein einziger gewichtiger Fehler war die Ablehnung der Auslösungstheorie; das zwang ihn, eine ungleiche Zellteilung (die er selbst als „Zerlegungstheorie“ bezeichnete) sowie auch eine Hierarchie von Partikeln zu verfechten. In zahlreichen Aufsätzen warf Weismann die vielfältigsten biologischen Fragen auf, von denen einige, wie etwa: Was ist die biologische Bedeutung des Todes? kaum jemals zuvor gestellt worden waren. E. B. Wilson stellte vor langer Zeit fest, die moderne genetische Theorie ruhe auf Weismannschen Fundamenten. Zu einer Zeit, als sich die indirekte Vererbung auf dem Höhepunkt ihrer Beliebtheit befand, war er der Verfechter einer ausschließlich direkten Vererbung. In einem Zeitalter, das völlig auf physikalische Kräfte vertraute, war er es, der Partikel betonte und etwas, das man als Neo-Präformismus bezeichnen könnte. Seine Vererbungstheorie ruhte auf der Annahme einer partikulären Vererbung; tatsächlich lehnte er die Theorie der Mischvererbung entschieden ab (1892, S. 388, 544). Er war es auch, der betonte, daß die Erbinheiten von den Chromosomen getragen werden, und der das Auftreten einer Reduktionsteilung vorhersah (siehe auch Galton, 1876, S. 344 und Kapitel 17). Eine ebenso wichtige Rolle spielte Weismann als Evolutionist, und zwar durch seine kompromißlose Betonung der natürlichen Auslese (Neo-Darwinismus). Zwar lehnten die frühen Mendelisten (zu denen vor 1910 auch T. H. Morgan gehörte) Weismann ab, doch setzten sich seine Ideen schließlich durch, insbesondere dort, wo es um die Anwendung der Genetik auf die Evolution ging.

Hugo de Vries

Der holländische Pflanzenphysiologe Hugo de Vries (1848–1935) [8] unterschied sich auf zweierlei Weise fundamental von Weismann und den deutschen Zytologen. Er hatte seine Ausbildung in organischer und physikalischer Chemie erhalten; das erlaubte es ihm, die funktionalen Probleme der Vererbung in einem anderen und sehr viel bedeutungsvolleren Licht zu sehen als die zeitgenössischen Zoologen und Botaniker. Abgesehen davon galt sein Hauptinteresse auf dem Gebiet der Vererbung der Transmissionsgenetik und dem Ursprung der organischen Vielfalt.

Wenn man sich mit dem Einfluß von de Vries auf unser Verständnis von Variation und Vererbung befaßt, so muß man zwischen der Wirkung von dreien seiner Veröffentlichungen unterscheiden: dem seines Buches *Intracelluläre Pangenesis* (1889), dem des Berichts über seine Wiederentdeckung der Mendelschen Gesetze (1900) und dem seiner *Mutationstheorie* (1901–1903). Die Theorie der intrazellulären Pangenesis, die vor 1892 veröffentlicht wurde und die Weismanns Vererbungstheorie beeinflusste, enthielt dieselben Fortschritte im Verständnis der Zellen wie Weismanns Werk, unterschied sich jedoch durch die starke Betonung, die in ihm auf Fragen der Transmissionsgenetik gelegt wurde. Sonderbarerweise hatte dieses brillante und überzeugende Werk nicht den Einfluß, den es verdiente. Erst nachdem Weismanns Theorie widerlegt worden war, erinnerte man sich, wie viel näher de Vries den späteren Befunden gekommen war. Davon abgesehen, prädestinierte die geistige Vorbereitung, die de Vries durch sein Werk *Intracelluläre Pangenesis* erhalten hatte, ihn zu einem der Wiederentdecker Mendels.

De Vries' vorrangiges Interesse an der Vererbung war evolutionärer Natur und setzte, wie bei Unger und Mendel (siehe unten), am Artbegriff an. De Vries lehnte die Auffassung der Art „als eine Einheit und der Gesamtheit ihrer spezifischen Attribute als ein unteilbares Konzept“ ab (1889, S. 11). „Betrachtet man aber die Artcharaktere im Lichte der Abstammungslehre, so zeigt es sich bald, daß sie aus einzelnen, von einander mehr oder weniger unabhängigen Faktoren zusammengesetzt sind“. Ein Studium der Organismen führt unausweichlich „zu der Überzeugung von der zusammengesetzten Natur spezifischer Charaktere“.

Zwei wichtige Einflüsse prägten de Vries' Denken: zum einen das Jahr, das er in dem reduktionistisch-mechanistischen Laboratorium von Julius Sachs in Würzburg verbracht hatte, und zum anderen seine enge Beziehung zu dem Physiko-Chemiker Jacobus Hendricus van't Hoff in Holland. Es überrascht daher nicht, daß er die Analyse bis zu den Grundeinheiten der lebenden Welt fortführen wollte:

„Jede Art erscheint uns ... als ein äußerst kompliziertes Bild, die ganze Organismenwelt aber als das Ergebnis unzähliger verschiedener Kombinationen und Permutationen von relativ wenigen Faktoren. Diese Faktoren sind die Einheiten, welche die Wissenschaft zu erforschen hat. Wie die Physik und Chemie auf die Moleküle und die Atome zurückgehen, so haben die biologischen Wissenschaften zu diesen Einheiten durchzudringen, um aus ihren Verbindungen die Erscheinungen der lebenden Welt zu erklären“ (1889, S. 13).

Genetische Einheiten

Die Autoren von Spencer bis zu Weismann postulierten drei Theorien über die Natur der Erbeinheiten. Vereinfacht lassen sich diese Theorien folgendermaßen darstellen:

1. Jede Einheit besitzt alle Artmerkmale; sie ist sozusagen ein ganzer Art-Homunkulus (Spencer, Weismanns Ide, Nägelis Idioplasma).
2. Jede Einheit hat die Merkmale einer einzigen Zelle (Darwins Gemmulae, Weismanns Determinante).
3. Jede Einheit repräsentiert ein einziges Artmerkmal oder ein einziges Merkmal (de Vries' Pangen, Weismanns Biophore).

De Vries' Theorie aus dem Jahre 1889 unterschied sich von der Weismanns (1892) dadurch, daß sie jedem Pangen eine unabhängige Existenz sowie die Kapazität verlieh, unabhängig von den anderen aktiviert zu werden und zu variieren (Weismanns Biophoren waren zu Determinanten zusammengefaßt). De Vries (1889, S. 67–68) widerlegt mit gut durchdachten Argumenten Weismanns Einwände gegen die Anerkennung individueller Einheiten für jedes erbliche Merkmal. Man kann die genetische Theorie von de Vries in folgenden Feststellungen zusammenfassen:

1. Vererbung erfolgt über materielle Träger von Erbeigenschaften, die als Pangene zu bezeichnen sind.
2. Jedes erbliche Merkmal hat seine besondere Sorte von Pangen.
3. Je stärker differenziert ein Organismus ist, um so mehr Sorten von Pangen besitzt er.
4. Jedes Pangen kann unabhängig von allen anderen variieren.
5. Alle Zellkerne enthalten dieselben Pangene, aber nur eine sehr begrenzte Zahl von Pangen wird in das Zytoplasma einer Zelle entlassen, alle anderen verbleiben untätig in dem Zellkern dieser Zelle.
6. Ein Zellkern kann viele identische Kopien eines gegebenen Pangens enthalten.
7. Um aktiv zu werden, muß ein Pangen vom Zellkern zum Zytoplasma wandern.
8. Es gibt keine Bewegung der Pangene vom Zytoplasma zum Zellkern.
9. Es gibt keine Bewegung von Pangen von einer Zelle zu einer anderen.
10. Pangene teilen sich immer während der Zellteilung, können sich aber auch zwischen den Zellteilungen spalten, so daß ein Pangen im Zytoplasma (wie auch im Zellkern) von vielen identischen Kopien vertreten ist.
11. Das gesamte Protoplasma eines Organismus besteht aus Pangen.
12. Gelegentlich ändert sich ein Pangen und dies „bildet den Ausgangspunkt für den Ursprung von Varietäten und Arten“ (1889, S. 70) (Dies ist die Wurzel seiner späteren Mutationstheorie; siehe Kapitel 12).

De Vries konnte mit allem Recht behaupten, seine Theorie sei ein hervorragendes Fundament für eine experimentelle Analyse der Vererbung, und bald nach der Veröffentlichung seines brillanten Buches (1889) begann er selbst mit einem solchen Versuchsprogramm. Es gründete sich auf die These der unabhängigen Variation jeder genetischen Einheit; daraus folgt: „Jede solche Einheit kann unabhängig von den anderen variieren, jede kann, in unseren Kulturversuchen, für sich Gegenstand experimenteller Behandlung sein“ (1889, S. 68).

Es läßt sich kaum bezweifeln, daß de Vries' genetische Theorie den heutigen Vorstellungen näher kommt als jede ihr vorangehende. Dennoch waren zwei seiner wichtigsten Annahmen falsch, nämlich

1. daß sich die Pangene selbst vom Zellkern zum Zytoplasma bewegen und
2. daß ein Pangen im Zellkern in zahlreichen Kopien existieren kann.

Er meinte, damit ließen sich Dominanz und quantitative Merkmale erklären. „Treten gewisse Pangene in Zahl hinter den übrigen zurück, so ist die von ihnen bedingte sichtbare Eigenschaft nur schwach entwickelt; treten sie sehr stark zurück, so wird die Eigenschaft latent“ (1889, S. 71). Dieses irrige Postulat hatte de Vries mit Weismann gemein, und auch mit vielen anderen Autoren der achtziger und neunziger Jahre des 19. Jahrhunderts, die Theorien über Vererbung aufstellten. Es ist offensichtlich, daß es sinnlos wäre, Mendelsche Verhältniszahlen auszurechnen, wenn man eine solche Annahme macht. Der nächste entscheidende Schritt in der Geschichte der Genetik war das Fallenlassen der „Theorie der multiplen Kopien“ genetischer Faktoren. Die restlose Widerlegung der Mischvererbung war ein weiterer Schritt.

Die Zeitspanne von den sechziger Jahren bis zu den neunziger Jahren des 19. Jahrhunderts war eine Zeit recht ungehemmter Spekulation. Wir kommen nicht umhin, diesen Schluß zu ziehen, gleichgültig, ob wir die Schriften von Spencer, Haeckel und Darwin oder von Galton, Nägeli, de Vries und Weismann betrachten. Abgesehen davon lebten in dieser Periode immer noch irrige Konzepte fort, die den Fortschritt hinderten; auch versäumte man es immer noch, in angemessener Weise zwischen den einzelnen Komponenten komplexer Probleme zu unterscheiden. In diesem Zusammenhang ist auch das Fehlen einer deutlichen Unterscheidung zwischen Merkmalsübertragung von einer Generation zur anderen und Genphysiologie (Differenzierung) zu nennen; ebenso die fehlende Unterscheidung (außer de Vries) zwischen Merkmalseinheiten (unit characters) und Artsensenz sowie zwischen Genotyp und Phänotyp. Und doch war diese Periode eine unerläßliche Phase in der Entwicklung der Genetik. In ihr wurden zum ersten mal die richtigen Fragen gestellt, entwickelte sich ein Interesse an der korpuskularen und chemischen Natur des übertragenen Erbmaterials und wurde die zytologische Grundlage gelegt, ohne die keine kausale Theorie der Vererbung hätte erarbeitet werden können. Am Ende dieser Periode waren fast alle vorstellbaren Alternativen vorgeschlagen worden und die Bühne war bereit für die neue Einsicht oder Entdeckung, die die eindeutige Entscheidung zwischen konkurrierenden Theorien erlauben würde. Dieses entscheidende Ereignis war die Wiederentdeckung des Mendelschen Werkes im Jahre 1900. Es ließ mit einem Schlag eine völlig neue biologische Wissenschaft entstehen.

Gregor Mendel

Es gehört zu den großen Ironien in der Geschichte der Wissenschaft, daß die Antwort auf das Problem der Vererbung bereits gefunden war, während so viele hervorragende Forscher in den siebziger, achtziger und neunziger Jahren des 19. Jahrhunderts immer noch fleißig nach ihr suchten. Sie war in den *Verhandlungen des naturforschenden Vereines in Brünn* veröffentlicht worden [9]. Vor dieser Gesellschaft hatte Pater Gregor Mendel am 8. Februar und am 8. März 1865 zwei Vorträge gehalten, in denen er die Resultate der von ihm seit 1856 durchgeführten Pflanzenzüchtungsexperimente beschrieb. Der

Bericht wurde 1866 veröffentlicht und ist einer der großen Klassiker der wissenschaftlichen Literatur, ein Musterbeispiel einer wissenschaftlichen Abhandlung, in der die Zielsetzungen deutlich genannt sind, die relevanten Daten knapp vorgetragen, und behutsam wahrhaft neuartige Folgerungen formuliert werden. Wer war dieses verborgene Genie und warum wurde sein Werk bis zum Jahre 1900 ignoriert, bis man es plötzlich wiederentdeckte?

Johann Mendel (1822–1884; der Name Gregor wurde ihm gegeben, als er Priester wurde), wurde im österreichischen Schlesien als Sohn armer Bauern geboren. Er war keineswegs der „unbekannte Mönch“, als der er manchmal beschrieben wird, obgleich er seine genetischen Experimente in Brunn in fast gänzlicher geistiger Isolierung durchführte. Mendel hatte an den höheren Schulen in Troppau und Olmütz eine ausgezeichnete Ausbildung erhalten und schließlich zwei Jahre lang (1851–1853) an der Universität Wien studiert, wo er die Qualifikation erwarb, an höheren Schulen Physik und andere Naturwissenschaften zu lehren. Er war also in der Tat ein gut ausgebildeter junger Wissenschaftler, der in Wien unter einigen der hervorragendsten Physiker und Biologen seiner Zeit studiert hatte. Von besonderer Bedeutung ist, daß sich sein Botanikprofessor Franz Unger im Jahre 1852 eine Evolutionstheorie zu eigen gemacht hatte, die die Ansicht einschloß, daß in natürlichen Populationen Varianten auftreten, die wiederum zur Entstehung von Varietäten und Subspezies führen, bis schließlich die am deutlichsten verschiedenen unter ihnen Artniveau erreichen (siehe Kapitel 8). Implizite ist in dieser These somit der Gedanke enthalten, daß das Studium von Varietäten der Schlüssel zur Lösung des Problems des Ursprungs der Arten sei. Diese Idee regte seinen Studenten Mendel allem Anschein nach außerordentlich an. Es ist höchst bedeutsam, daß es, wie auch im Falle Darwins, die Artfrage war, die Mendel zu seiner Arbeit über Vererbung inspirierte, völlig im Gegensatz zu den deutschen Embryologen und Zytologen, deren Hauptinteresse der Entwicklungsphysiologie galt. In seiner berühmten Schrift aus dem Jahre 1866 stellt Mendel fest, seine zeitraubenden Versuche seien notwendig gewesen, „damit endlich die Lösung einer Frage erreicht werden kann, welche für die Entwicklungsgeschichte der organischen Formen von nicht zu unterschätzender Bedeutung ist.“ Offensichtlich wollte er Ungers Theorie testen, und dies bedeutete ein Studium der Varietät.

Eine Folge seines evolutionären Ansatzes war, daß Mendel, wie Thoday (1966) richtig bemerkt, sich eher der Methode der Populationsanalyse bediente als der des Studiums des einzelnen Individuums, wie es in der funktionalen Analyse herkömmlich ist. Er analysierte große Populationen von Nachkommen und war sich völlig darüber klar, daß es „nothwendig war, daß die Glieder der Entwicklungsreihe in jeder einzelnen Generation vollzählig der Beobachtung unterzogen werden“ (1866, S.4). Er untersuchte buchstäblich Zehntausende, wenn nicht Hunderttausende von Samen und Pflanzen, seine Experimente erforderten die Arbeit von acht Jahren. Alles, was wir über Mendel wissen, deutet darauf hin, daß er ein außerordentlich penibler Mensch war. Er führte sorgfältig Buch über Wetter, Sonnenflecken und andere variable Erscheinungen, und Zahlenverhältnisse faszinierten ihn. Damit war er in idealer Weise dafür prädestiniert, an die Frage der Vererbung im Sinne des Populationsdenkens heranzugehen.

Von entscheidender Bedeutung für Mendels Erfolg war die Tatsache, daß er eine ebenso gründliche (oder noch gründlichere) Ausbildung in Physik erhalten hatte wie in Biologie. Sein Lieblingslehrer in der höheren Schule war Physiker gewesen, und Physik scheint auch das wichtigste Fach gewesen zu sein, das er selber lehrte. In Wien hatte er Kurse bei dem berühmten Doppler und anderen Physikern belegt und sogar eine zeit-

lang als Demonstrator am physikalischen Institut der Universität Wien gewirkt. Diese Erfahrung muß ihn gelehrt haben, über seine Experimente sorgfältig Buch zu führen, zu numerischen Verallgemeinerungen zu gelangen und eine rudimentäre statistische Analyse zu versuchen. Für eine Populationsanalyse war dieser Ansatz natürlich besonders geeignet, wenn nicht sogar notwendig. Somit kamen also zwar seine Begriffe (Population, Evolution) aus der Biologie, seine Methodologie aber stammte zum überwiegenden Teil aus der Physik.

Aufgrund seines exzellenten Verständnisses der botanischen Literatur und vor allem durch die gründliche Lektüre von Gärtner (siehe oben), war sich Mendel deutlich dessen bewußt, wie außerordentlich wichtig die Auswahl der richtigen Pflanzensorte für seine Experimente war:

Die Auswahl der Pflanzengruppe, welche für Versuche dieser Art dienen soll, muß mit möglichster Vorsicht geschehen, wenn man nicht in Vorhinein allen Erfolg in Frage stellen will.

Die Versuchspflanzen müssen nothwendig

1. Konstant differirende Merkmale besitzen.
2. Die Hybriden derselben müssen während der Blüthezeit vor der Einwirkung jedes fremdartigen Pollens geschützt sein oder leicht geschützt werden können.
3. Dürfen die Hybriden und ihre Nachkommen in den aufeinander folgenden Generationen keine merkliche Störung in der Fruchtbarkeit erleiden (Mendel, 1866, S. 5).

Der letzte Punkt war von entscheidender Bedeutung, wenn man bedenkt, daß Mendels begrifflicher Rahmen eine große Schwäche aufwies: Mendel hatte nämlich nur unklare Vorstellungen davon, was eine Art war. Er bezeichnete die „Formen“, die er kreuzte, manchmal als Arten oder als Unterarten oder als Varietäten, da „die Rangordnung, welche man denselben im System gibt, für die in Rede stehenden Versuche völlig gleichgiltig bleibt. So wenig man eine scharfe Unterscheidungslinie zwischen Species und Varietäten zu ziehen vermag, eben so wenig ist es bis jetzt gelungen, einen gründlichen Unterschied zwischen Hybriden der Species und Varietäten aufzustellen“ (S. 7).

In der Tat besteht in Wirklichkeit ein drastischer Unterschied, wie Kölreuter intuitiv besser als Mendel erkannt hatte. Die Unterschiede zwischen Varianten in einer Population sind gewöhnlich Unterschiede von Allelen eines einzigen Gens und weisen eine unkomplizierte Mendelsche Spaltung auf, wohingegen die Unterschiede zwischen Arten häufig polygen sind und nicht sauber mendeln.

Solange sich Mendel getreu an das dritte seiner genannten Prinzipien hielt, befand er sich auf sicherem Boden. Als er sich später einem anderen Material zuwandte, da Verwüstungen durch den Käfer *Bruchus pisi* weitere Arbeit an Erbsen unmöglich machten, stieß er auf störende Komplikationen, die alle seine vorherigen Befunde zu untergraben schienen. Glücklicherweise entschied er sich jedoch im Jahre 1856 dafür, die Erbse *Pisum sativum* und verwandte Formen als Versuchsmaterial zu wählen, da diese Art zahlreiche Vorteile aufweist, die den Pflanzenhybridenzüchtern seit Andrew Knight bekannt waren.

Da Mendel unsicher war, was eine Art ist, benutzte er den Ausdruck „Hybride“ unterschiedslos sowohl für echte Artbastarde als auch für Heterozygote eines einzelnen Gens. Manche Historiker haben sich dadurch verwirren lassen. Obgleich Mendel sich selbst gelegentlich als Hybridenzüchter bezeichnet und sich in seinen Schriften oft auf

Kölreuter, Gärtner und andere Pflanzenhybridenzüchter bezieht, gehört er selbst keineswegs dieser Tradition an. Als Schüler von Unger und Erforscher des Evolutionsproblems befaßte sich Mendel mit Unterschieden in einem einzelnen Merkmal und nicht, wie die Hybridenzüchter, mit der Artessenz. Für die Interpretation von Mendels Arbeit ist es sehr wichtig, daß man dies wirklich vollauf versteht. Es ist völlig irreführend zu sagen, Mendels Vorstellungsrahmen sei derselbe gewesen wie der der Hybridenzüchter. Gerade das Sich-Loslösen von der Tradition der Hybridenzüchter ist für Mendels Denken charakteristisch und gehört zu seinen größten Beiträgen.

Ein weiterer bemerkenswerter Aspekt von Mendels Arbeit bestand darin, daß er offensichtlich die hypothetisch-deduktive Methode benutzte. Die gesamte Planung seiner Experimente, die Erklärung seiner Methode sowie auch die Wahl seines Materials kann nicht anders ausgelegt werden, als daß Mendel bereits zu einem frühen Zeitpunkt seiner Arbeit eine vollausgebildete Theorie hatte und daß seine Experimente eigentlich dem Testen seiner Theorie dienten. Sein Ansatz unterschied sich somit stark sowohl von dem der früheren Hybridenzüchter wie Gärtner, der durch eine induktive Methode Berge von Befunden aufhäufte, ohne auch nur zu der geringsten Schlußfolgerung zu gelangen, als auch von dem Ansatz von Forschern wie Nägeli, die wild herumspekulierten, ohne überhaupt jemals auch nur zu versuchen, die Gültigkeit ihrer Spekulationen zu testen. Die hypothetisch-deduktive Methode war natürlich nicht etwas, das Mendel neu erfunden hatte; bereits seit dem 18. Jahrhundert war sie von tiefdenkenden Forschern sowohl unter den Physikern als auch unter den Biologen angenommen worden; typische Beispiele waren etwa Darwin und Schleiden.

Auf das Wesentlichste reduziert, besagte Mendels Theorie, daß eine Pflanze in der Lage ist, für jedes erbliche Merkmal zwei Sorten von Eizellen und zwei Sorten von Pollenkörnern zu erzeugen, die jede entweder das väterliche oder das mütterliche Merkmal vertreten (wenn diese verschieden sind). Oder, um dieselbe Hypothese mit anderen Worten auszudrücken: jedes Merkmal ist in dem befruchteten Ei durch zwei (und nicht mehr als zwei) Erbelemente vertreten, von denen eins von der Mutter (von der weiblichen Gamete) stammt und das andere vom Vater (von der männlichen Gamete). (Es ist zugegebenermaßen umstritten, in welchem Ausmaß Mendel und die frühen Mendelisten in diesen Begriffen dachten).

Den genauen Zeitpunkt, zu dem sich diese Theorie in Mendels Geist formte, werden wir niemals wissen, da die gewaltige Menge seiner Notizen und Manuskripte alle entweder gegen Ende seines Lebens oder nach seinem Tode verbrannt wurden. Wir können lediglich Mutmaßungen anstellen. Am wahrscheinlichsten ist, daß Mendel diese Theorie ungefähr 1859 konzipierte, nachdem er einige vorbereitende Kreuzungen vorgenommen hatte, daß sie sich aber während der späteren Jahre intensiver Züchtung fest in seinem Geist verankert hatte.

Mendels Resultate

Mendel besorgte sich von mehreren Samenhändlern 34 mehr oder weniger deutlich verschiedene Erbsenvarietäten und testete sie zwei Jahre lang. 22 dieser Varietäten blieben bei wechselseitiger Befruchtung konstant, und diese pflanzte er während der gesamten Versuchsperiode in jedem Jahr an. Bei diesen 22 Varietäten wählte er sieben Paare kontrastierender Merkmale zur experimentellen Untersuchung aus. Zwei in einem gegebe-

nen Paar von Merkmalen differierende Pflanzen wurden miteinander gekreuzt und in den darauffolgenden Generationen das Verhalten des Merkmals beobachtet. Die 22 Varietäten unterschieden sich in weitaus mehr als den sieben ausgewählten Merkmalen voneinander, aber Mendel hielt die anderen Merkmale für ungeeignet, da sie entweder kontinuierliche oder quantitative Variation erzeugten, die für das Studium der genauen Spaltung, an der er interessiert war, ungeeignet waren, oder aber sie spalteten nicht unabhängig auf.

Die Merkmale, die Mendel auswählte, waren:

1. Gestalt der reifen Samen, entweder kugelförmig, kantig oder tief runzlig;
2. Färbung des Samen-Albumens (Endosperm), entweder gelb oder grün;
3. Färbung der Samenschale, entweder weiß oder grau;
4. Form der reifen Hülse, entweder einfach gewölbt, nie stellenweise verengt, oder zwischen den Samen tief eingeschnürt und mehr oder weniger runzlig;
5. Farbe der unreifen Hülse, entweder grün oder lebhaft gelb;
6. Stellung der Blüten, entweder axenständig, d. h. längs der Achse verteilt, oder endständig;
7. Axenlänge, entweder lang (6–7') oder kurz ($\frac{3}{4}$ –1½') (1866, S. 8).

Die Ergebnisse, zu denen Mendel gelangte, sind heute jedem Biologiestudenten im ersten Semester vertraut. Er hatte sieben Merkmalspaare ausgesucht, bei denen immer ein Merkmal deutlich dominant war. In allen seinen Experimenten war daher die erste Bastardpopulation (F_1) uniform und stimmte mit dem Merkmal eines der Eltern überein. Dominant waren beispielsweise runde Samen, gelbe Samenfärbung, graue Samenhüllen, grüne Färbung der unreifen Hülse, lange Axen und so weiter. Mendel führte, wahrscheinlich unabhängig von anderen wie Martini und Sageret, die eine ähnliche Terminologie benutzt hatten, für dieses Vorherrschen eines Merkmals in der ersten Hybridengeneration den Ausdruck *dominierend* und entsprechend für das alternative Merkmal den Ausdruck *rezessiv* ein.

Wenn die F_1 -Hybriden untereinander befruchtet wurden und eine F_2 -Generation hervorbrachten, so traten die rezessiven Merkmale wieder hervor. Im Fall der Samenform waren unter 7.324 Samen, die von 253 selbstbefruchteten Hybridpflanzen gesammelt wurden, 5.474 rund und 1.850 runzlig, ergaben also ein Verhältnis von 2,96:1. Bei der Samenfarbe ergaben 8.023 Samen, die von 258 Hybridpflanzen gesammelt worden waren, 6.022 gelbe und 2.001 grüne Samen, was einem Verhältnis von 3,01:1 entspricht. Mendel faßt die Befunde der Kreuzung der ersten Hybridengeneration folgendermaßen zusammen: „In dieser Generation treten nebst den dominierenden Merkmalen auch die rezessiven in ihrer vollen Eigenthümlichkeit wieder auf, und zwar in dem entschieden ausgesprochenen Durchschnitts-Verhältnisse 3:1, so daß unter je 4 Pflanzen aus dieser Generation 3 den dominierenden und eine den rezessiven Charakter erhalten“ (1866, S. 12).

Mendel beendete sein Experiment nicht an diesem Punkt, sondern erzeugte eine F_3 -Generation, indem er eine große Zahl von Pflanzen der F_2 -Generation miteinander befruchtete. Bei seinem Versuch mit runden (gegenüber runzligen) Samen, der in der F_2 -Generation 75% runde und 25% runzlige Samen ergeben hatte, fand er heraus, daß sich alle aus runzligen Samen gezogenen Pflanzen reinrassig mit diesem Merkmal vermehrten. Aus runden Samen gezogene Pflanzen spalteten in der F_3 auf. Von 565 Pflanzen, die aus solchen Samen gezogen wurden, lieferten 193 nur runde Samen und waren somit für dieses Merkmal konstant; 373 Pflanzen jedoch produzierten sowohl runde als auch kan-

tige Samen im Verhältnis 3:1. Mit anderen Worten, von den runden Samen vermehrte sich ein Drittel reinrassig für dieses Merkmal, und zwei Drittel lieferten runde und runzlige Samen. Mendel setzte die meisten seiner Versuche über vier bis sechs Generationen fort, und die Resultate waren immer dieselben. Er hatte ohne Zweifel eine gesetzmäßige Regelmäßigkeit entdeckt.

Wie interpretierte Mendel seine Befunde? Zwischen Genotyp und Phänotyp wurde erst fünfzig Jahre später unterschieden, und die Begriffe des Pangsens und des Gens, des Chromosoms wie auch anderer Zell- und Kernelemente waren noch nicht entwickelt. Es wäre ein wahres Wunder gewesen, wenn Mendel, trotz des Fehlens einer solchen faktischen und begrifflichen Stütze im Jahre 1865 die ganze Mendelsche Genetik aus dem Nichts geschaffen hätte. Und er tat dies auch tatsächlich nicht. Nichtsdestoweniger war es so natürlich, seine Darstellung später in Darwinschen und Weismannschen Begriffen zu interpretieren, daß de Vries, Correns und Bateson dies auch automatisch taten, als sie Mendels Aufsatz lasen. Keiner von ihnen versuchte, Mendels Priorität in Frage zu stellen. Diese „Ehre“ blieb den Historikern vorbehalten. Olby (1979) hat vor kurzem angedeutet, „Mendel sei kein Mendelist gewesen“. Die Gültigkeit dieser Behauptung hängt natürlich davon ab, wie man „Mendelist“ definiert. Wenn man, um dies zu sein, alle genetischen Befunde übernommen haben muß, die in den Jahren von 1900 bis 1915 gemacht wurden, dann war Mendel in der Tat kein „Mendelist“. Er benannte keine Gene und schrieb ihnen auch keine definitiven Gesetze vor. Während des größten Teils seines Aufsatzes sprach er von den erblichen Merkmalen in einer Ausdrucksweise, die bemerkenswert der Sprache ähnelte, mit der Bateson auf „Merkmalseinheiten“ bezug nahm, wie dies jeder tun würde, der nicht zwischen Phänotyp und Genotyp unterscheidet.

Mendel kannte die Resultate der Zytologie (die in der Mehrzahl in den siebziger und achtziger Jahren des 19. Jahrhunderts gewonnen wurden) noch nicht; wie stellte er sich dann den Transport der Merkmale in den „Keim- und Pollenzellen“ (weiblichen und männlichen Gameten) vor? Er postulierte, die Merkmale seien durch „gleichartige oder differierende Elemente“ vertreten, doch spezifizierte er nicht, was diese Elemente sind – wer hätte dies 1865 auch tun können? Allerdings hält er dieses Konzept für wichtig genug, um auf den 41 oder 42 Seiten der *Versuche* nicht weniger als zehn Mal auf diese Elemente Bezug zu nehmen. Offensichtlich entsprechen sie recht gut den Genen von heute. Mendels Erklärung unterschied sich von der späteren genetischen dadurch, daß er den *gleichartigen* und *differierenden* Elementen ein verschiedenes Schicksal zudachte. Seiner Meinung nach würden die homologen Elemente der männlichen und der weiblichen Gameten, wenn sie identisch wären, nach der Befruchtung völlig miteinander verschmelzen. Daher schrieb er bei der F_2 -Generation *A* und *a* statt *AA* und *aa*. Wenn die Elemente verschieden wären, so nahm er an, würde die Verbindung in der Hybridenpflanze lediglich vorübergehend sein und bei der Gametenbildung der Hybridenpflanze wieder aufgelöst werden (1866, S.42).

Mendel faßt seine „Hypothese“ (sein Wort) des Verhaltens und der Attribute der Elemente in dem Satz zusammen: „Die unterscheidenden Merkmale zweier Pflanzen können zuletzt doch nur auf Differenzen in der Beschaffenheit und Gruppierung der Elemente beruhen, welche in den Grundzellen derselben in lebendiger Wechselwirkung stehen“ (S.42).

Olby und Mitarbeiter haben recht, wenn sie die allgemein von Genetikern und zuvor auch von mir gemachte Annahme widerlegen, daß Mendel eine klare Vorstellung von Allelpaa ren hatte, die sich im Verlauf der Gametenteilung sauber teilten. Seine Beschrei-

bung der „Vereinigung gleichartiger Elemente“ durch Verschmelzung beweist in der Tat, daß diese Behauptung falsch ist. Daß Mendel keine Vorstellung von Genloci mit Allelsätzen hatte, wird durch seine Beschreibung der polygenen Farbvererbung bei einer *Phaseolus*-Kreuzung bestätigt, wo er dasselbe rezessive Merkmal a für die zwei gleichzeitig vorhandenen Merkmale A_1 und A_2 postuliert. In moderner Terminologie müßten die Rezessiven an diesen beiden unabhängigen Loci verschieden bezeichnet werden, nämlich als a_1 und a_2 .

Warum aber schrieben dann Correns, de Vries und Bateson Mendel die Priorität bei der Entdeckung des Mendelismus zu? Der Hauptgrund, wie Correns deutlich darlegte, ist der, daß man nach den zytologischen Forschungen der drei vorhergehenden Jahrzehnte und nach der genetischen Theoretisierung durch de Vries (1889) und Weismann (1892) die 3:1 Verhältnisse nicht anders erklären konnte als durch die Annahme, daß bei der Gametenbildung eine 1:1 Spaltung der Anlagen für gleichwertige Merkmale erfolgt. In der Tat hatte Mendel dies bereits fast (aber nicht ganz) postuliert. Tatsächlich postulierte er es für die „differierenden Merkmale“ (1866, S. 42), wohingegen er hinsichtlich der „gleichartigen Merkmale“ lediglich feststellte, daß jedes in den Gameten vertreten sein müsse. Mendel sagt niemals ausdrücklich, sie müßten in den Gameten durch lediglich ein einziges Element vertreten sein, doch würden 3:1 Verhältnisse nicht mit solch gesetzähnlicher Universalität auftreten, wenn dies nicht der Fall wäre. Mit dem sehr viel breiteren Wissen der Zytologie und Vererbung, das 1900 zur Verfügung stand, nahmen Mendels Wiederentdecker dies sofort als selbstverständlich an. Die 3:1 Verhältnisse ließen ihnen keine andere Wahl.

Olby und die anderen, die in jüngerer Zeit die Natur von Mendels Beitrag in Frage gestellt haben, haben daher recht, wenn sie darauf bestehen, es sei nicht so gewesen, daß Mendel die ganze moderne Theorie der Genetik mit einem einzigen Schlag geschaffen habe. Er hatte keine Gentheorie; aber ebenso wenig hatten seine Wiederentdecker eine solche Theorie, wie Olby völlig richtig zeigt (1979, S. 58). Im Verein mit den neuen Einsichten, die zwischen 1865 und 1900 erworben worden waren, führten Mendels verschiedene Entdeckungen (Aufspaltung, konstante Verhältniszahlen, unabhängige Kombinationen) jedoch – man fühlt sich versucht, zu sagen – automatisch zu der Theorie, die wir heute völlig zu recht als die Mendelsche Theorie bezeichnen. Mendels wichtigere Schlußfolgerungen in bezug auf einen einzelnen Merkmalsatz sind vor allem folgende:

1. Solange dominante und rezessive Gene in der Heterozygote assoziiert sind, beeinflussen sie einander nicht. Selbst wenn man Erbsen mit runden Samen und solche mit runzligen Samen hundert Generationen lang miteinander kreuzen würde, würden die runden Erbsen so rund bleiben, wie sie am Anfang waren, und das gleiche würde für die runzligen gelten.
2. Gameten enthalten immer nur die *Anlage* eines der alternativen Merkmale. Dies gilt in gleicher Weise für die von den Heterozygoten wie für die von Homozygoten erzeugten Gameten. Es liegt auf der Hand, daß die Determinanten der elterlichen Merkmale vor der Gametenbildung getrennt werden. Dies erklärt die Phänomene der Aufspaltung und Rekombination, die den Züchtern so gut bekannt sind.
3. Eine Pflanze produziert tausende von Eizellen und Millionen von Pollenkörnern (bei den Tieren sind es Millionen von Spermatozoen), und das Zusammentreffen von Gameten mit verschiedenen Genen ist eine Frage des Zufalls. Benutzt man kleine Stichproben, so hat man mit Abweichungen von den 3:1 Verhältnissen zu rechnen, aber der Schwankungsbereich dieser Abweichungen ist statistisch vorhersagbar.

Wichtig für die Planung der Kreuzungen war Mendels (von ihm experimentell überprüfte) Überzeugung, daß „sich bei den Phanerogamen zu dem Zwecke der Fortpflanzung je eine Keim- und Pollenzelle zu einer einzigen Zelle vereinigen“ (1866, S.41). Die Einsicht, daß nur ein einziges Pollenkorn die Befruchtung bewirkt, gründete sich auf die Arbeit von Amici und anderen Botanikern, die Mendel augenscheinlich durch Unger kennengelernt hatte, dessen vortreffliches Lehrbuch der Pflanzenanatomie und -physiologie er besaß, und der auch an anderen Stellen über dieses Thema geschrieben hatte. Darwin dagegen hatte von den Züchtern die Überzeugung übernommen, daß die Eizellen gleichzeitig von mehreren männlichen Gameten befruchtet werden könnten, ein Irrtum, der sich als großes Handikap für ihn erwies.

Als nächstes wandte Mendel seine Einsicht auf Kreuzungen an, bei denen es um zwei Merkmalspaare ging. Er stellte zum Beispiel fest, daß die Kreuzung einer Pflanze mit runden gelben Samen und einer Pflanze mit runzligen grünen Samen in der F_2 -Generation vier verschiedene Kombinationen ergab. Bei einer solchen Kreuzung erhielt er etwa 350 runde gelbe, 108 runde grüne, 101 runzlige gelbe und 32 runzlige grüne Samen und kam somit recht nahe an das erwartete Verhältnis $9:3:3:1$ heran. Die Schlußfolgerung lag auf der Hand: jedes Merkmal wird unabhängig von dem anderen vererbt, und das Verhältnis von Dominanten zu Rezessiven wird durch das andere Merkmal nicht beeinflusst (1866, S.42). Schließlich kreuzte Mendel Pflanzen mit drei Merkmalen, wobei sich zeigte, daß alle drei unabhängig voneinander vererbt wurden.

Mendels Aufmerksamkeit galt Einzelmerkmalen und ihrem Verhalten in aufeinanderfolgenden Generationen; dadurch gelangte er zu Verallgemeinerungen. Er formulierte das „Gesetz der Kombination verschiedener Merkmale“, das heute als die *unabhängige Kombination von Merkmalen* bezeichnet wird. Correns (1900, S.17) drückte es folgendermaßen aus: „Der Bastard bildet Sexualkerne, die in allen möglichen Combinationen die Anlagen für die einzelnen Merkmale der Eltern vereinigen, nur die *desselben* Merkmalspaares nicht. Jede Combination kommt annähernd gleich oft vor“. Es versteht sich von selbst, muß aber dennoch besonders hervorgehoben werden, daß sich die Vererbungsgesetze nur herausarbeiten lassen, wenn die beiden Eltern in ihrer genetischen Konstitution verschieden sind. Dies erlaubt die Demonstration zweier wichtiger Faktoren bei der Vererbung. Erstens den gleichen Beitrag beider Elternteile und zweitens die Beibehaltung der Unversehrtheit der differierenden Elemente (ihre „Nicht-Vermischung“ in späteren Generationen). Mendel betonte dies in seiner Korrespondenz mit Nägeli: „Ich ... gestehe ..., daß ich geneigt bin, bei *Pisum* die Trennung der Stamm-Merkmale, wo sie unter den Nachkommen der Hybriden erfolgt, für eine vollständige und deshalb auch nachhaltige anzusehen. ... stufenweise Uebergänge zu den Stamm-Merkmalen oder eine successive Annäherung an dieselben habe ich nicht beobachtet.“ (Correns, 1905, S.201).

Bei seinen kleineren Stichproben erhielt Mendel einige recht ausgeprägte Abweichungen von den erwarteten $3:1$ oder $2:1$ Verhältnissen [10]. Über die statistische Natur solcher Zufallsschwankungen war er sich völlig klar und zog, um sie auszugleichen, einfach große Populationen seiner Kreuzungen – dies lange vor der Existenz statistischer Signifikanztests. Fisher (1936) warf die Frage auf, ob Mendels Ergebnisse nicht „zu gut“ seien, da, wie er sagte, die Abweichungen von dem zu erwartenden Resultat (nach dem Chi Quadrat-Test) kleiner sind als erwartet. Alles, was wir über Mendels peinlich genaue und gewissenhafte Arbeitsweise wissen, läßt jedoch keinen Zweifel daran, daß keinerlei bewußte Fälschung vorliegt. Natürlich ist es möglich, daß Mendel ein paar außerge-

wöhnlich stark abweichende Kreuzungen weggeworfen hat, weil er dachte, sie seien durch Fremdpollen verdorben worden; ebenso ist es möglich, daß er eine bestimmte Kreuzung so oft wiederholte, bis sich die Zahlen dem erwarteten Verhältnis annäherten, ohne zu erkennen, daß er damit Subjektivität in seine Methode hineintrug; allerdings wird eine gewisse Beeinflussung höchst wahrscheinlich durch die Tatsache hineingebracht, daß der Pollen während der Reifung in Gestalt von Tetraden erzeugt wird und daß dies, insbesondere in Fällen der wechselseitigen Befruchtung und bei begrenzten Pollenmengen, zu Resultaten führen kann, die „zu gut“ sind (Thoday, 1966). Wenn außerdem von jeweils zehn Pflanzen Mendels immer nur etwa acht oder neun keimten, was bei solchen Versuchen die Regel ist, so macht dies Fishers Chi-Quadrat-Berechnungen endgültig und führt dazu, daß Mendels Befunde durchaus mit denen anderer Erbsen hybridenzüchter in Einklang stehen (Weiling, 1966; Orel, 1971). An Mendels Zahlen war also wirklich nichts drastisch falsch; in der Tat zeichnete Mendel Daten mit fast pedantischer Präzision auf, wie dies auch aus seiner meteorologischen Arbeit hervorgeht.

Mendels signifikantester Beitrag

Die fast explosionsartige Entwicklung der Genetik nach der Wiederentdeckung von Mendels Werk läßt darauf schließen, daß an Mendels Befunden etwas entscheidend Wichtiges war, das es dem Gebiet ermöglichte, nach mehr als dreißig Jahren des Herumprobierens mit irrigen oder zumindest voreiligen Spekulationen einen neuen Anfang zu machen. Welches war diese entscheidend wichtige Komponente?

Dominanz, Rückmutation, die Identität reziproker Kreuzungen, die Uniformität der ersten Hybridengeneration und die Variabilität der zweiten Generation waren bereits von zahlreichen Autoren vorher beschrieben worden (Zirkle, 1951). Ebenso wenig neu war 1900 Mendels Postulat, daß es gewisse Elemente (Partikel) gäbe, die die Merkmale kontrollieren. Dies war im wesentlichen Darwins Gemmulae-Theorie, und mehr noch insbesondere die Pangen-Theorie von de Vries. Auch die Widerlegung der Mischvererbung war nicht Mendels entscheidender Beitrag, denn erstens glaubte er selbst an eine Verschmelzung der „gleichartigen Elemente“, zweitens aber, und das war wichtiger, glaubten de Vries und Weismann, zumindest zum Teil, an partikuläre Vererbung. Allerdings trug Mendel stark zu der schließlichen Beseitigung der letzten Überreste eines Glaubens an Mischvererbung bei. Wenn die von Vater und Mutter stammenden Faktoren verschieden sind, so betonte er, verschmolzen sie niemals miteinander, sondern trennten sich im Verlauf der Bildung der Keimzellen unausweichlich wieder. Von dieser Überlegung war es nur noch ein kleiner Schritt bis zu dem Postulat, daß auch die „gleichartigen Elemente“ nach der Befruchtung deutlich getrennt bleiben würden. Diese Unabhängigkeit und getrennte Existenz der genetischen Faktoren im Keimplasma gab gleichzeitig dem Glauben an direkte Vererbung einen starken Auftrieb [11]. Ich habe oben hervorgehoben, daß Mendels Methode zwar stark von der Physik beeinflusst war, daß sein Begriffsrahmen aber aus der Biologie stammte. Anders als für die Physikalisten (His, Loeb, Bateson, Johannsen), war die Vererbung für Mendel nicht durch Kräfte oder Erregungen bedingt, sondern vielmehr durch konkrete, von den mütterlichen Eizellen und väterlichen Pollenzellen gelieferte Materialien. Die Grundlage der Vererbung war die *Qualität* der übermittelten elterlichen Materie. Seit Haeckel (1866) und Darwin (1868) war dies die Standardannahme aller jener gewesen, die sich als Naturbeobachter oder als mit ganzen Organismen arbeitende Biologen mit der Frage der Vererbung befaßten.

Welches war dann also der außergewöhnliche Beitrag Mendels? Wenn wir seine Vererbungstheorie eingehend mit denen Darwins, Galtons, Weismanns und de Vries' (1889) vergleichen, so entdecken wir zwei entscheidende Unterschiede. Erstens postulierten alle diese früheren Autoren, daß für eine Merkmalseinheit in jeder Zelle (jedem Zellkern) zahlreiche identische Determinanten bestünden, und sie alle spekulierten gleichfalls darüber, daß möglicherweise viele Kopien einer einzelnen Determinante gleichzeitig an die Keimzellen übermittelt würden. Wäre dies der Fall, so würde man bei den Kreuzungen keine übereinstimmenden Proportionen finden. Diese Annahme machte die Entwicklung einer klar umrissenen genetischen Theorie fast unmöglich. Das universelle Vorkommen des 3:1 Verhältnisses widerlegte nunmehr das Postulat der multiplen Partikel. Es ist ausschließlich mit dem Postulat eines einzigen Partikels vereinbar. *Dies* war Mendels größter Beitrag. Sein zweiter signifikanter Beitrag war die These, daß diese Partikel in Gruppen existieren – Genen und ihren Allelen, wie wir heute sagen würden. Mit dieser Annahme war die Erklärung von Spaltung und Rekombination möglich. Mendels neue Idee, die die Genetik revolutionierte, war also sein Schluß, daß jedes Merkmal in einer befruchteten Eizelle durch zwei, und nur zwei, Faktoren vertreten sei, von denen einer vom Vater und der andere von der Mutter stammt, und daß diese verschieden sein konnten. Mendel schenkte der Genetik eine außerordentlich einfache Theorie, die jeder Amateur leicht an einem beliebigen Satz alternativer Merkmale testen konnte. Dies ist in der Tat so einfach, daß Experimente dieser Art heute in den naturwissenschaftlichen Klassen höherer Schulen von Teenagern durchgeführt werden. Gleichzeitig legten Mendels einfache Generalisierungen die Fundamente, auf denen sich nach 1900 eine neue Wissenschaft entwickelte, die Genetik.

Die Wiederentdecker von Mendel verschleierten eher die wahre Natur von Mendels Entdeckung, indem sie von drei Mendelschen Gesetzen sprachen:

1. dem Gesetz der Spaltung,
2. dem Gesetz der Dominanz und
3. dem Gesetz der unabhängigen Kombination.

Die phänotypische Spaltung in der F_2 -Generation war natürlich seit Kölreuter, Knight und Sageret von vielen Vor-Mendelisten gefunden worden. Doch bei niemandem sonst hatte sie jemals einen so zentralen Platz eingenommen, und ebenso wenig war sie vorher auf das genetische Material selbst („die Elemente“) angewandt worden. Das Hervorheben der Aufspaltung war eine wirkungsvolle Methode, um jeglicher Tendenz zu einem Glauben an Mischvererbung entgegenzuwirken, aber Aufspaltung allein ist nicht die Essenz des Mendelismus. Wenn, wie vor 1900 jeder außer Mendel glaubte, ein einfaches Merkmal durch multiple Determinanten bestimmt wird, so kann es Spaltung ohne 3:1 Verhältnisse geben. Entscheidend an Mendels Theorie war sein Beharren darauf, daß bei Eltern, die in einem Merkmal differieren, die Elemente oder Anlagen für diese Merkmale in den Hybriden getrennt bleiben und sich bei der Bildung der Hybridenkeimzellen wieder trennen. Dies ist eindeutig einer von Mendels entscheidenden Beiträgen, der andere ist der sich zwangsläufig aus den 3:1 Verhältnissen ergebende Schluß, daß jedes Merkmal in den Keimzellen durch ein, und nur ein, Element vertreten ist.

Die Dominanz ist, wie wir gleich sehen werden, kein „Gesetz“. Daß in allen sieben von Mendels Merkmalspaaren Dominanz auftrat, war offensichtlich seiner bewußten Wahl solcher Merkmale zu verdanken.

Schließlich ist auch die unabhängige Kombination kein gültiges „Gesetz“, denn man erkannte kurz nach 1900, daß Merkmale miteinander „gekoppelt“ sein konnten, da ihre Determinanten auf demselben Chromosom lagen (siehe Kapitel 17). Die Mendelschen „Gesetze“ mögen in den frühen Tagen des Mendelismus ein hilfreiches didaktisches Instrument gewesen sein, heutzutage aber haben sie ihre Brauchbarkeit praktisch eingebüßt und sind durch andere ersetzt worden.

Warum Mendels Werk unbeachtet geblieben war

Die Klarheit von Mendels Schriften, die Einfachheit seiner Theorie und die Tatsache, daß eine solche Theorie zu der Zeit, als sie veröffentlicht wurde (1866), verzweifelt notwendig war, machen es zu einem beunruhigenden Rätsel, warum sein Werk so restlos unbeachtet blieb. Die leichthin gegebene Erklärung, die Welt sei dafür noch nicht bereit gewesen, ist keine Antwort. Wenn Mendel bereit war, warum dann nicht auch einige andere?

Die Frage ist für einige der grundlegenden Lehrsätze in der Ideengeschichte wichtig genug, um sorgfältiger untersucht zu werden. Welches sind dann also die möglichen Gründe?

Der erste Grund ist natürlich: Mendel veröffentlichte sehr wenig. Von dem gewaltigen Berg an Daten, den er zwischen 1856, als er seine Arbeit begann, und 1871, als er seine Versuche einstellte, angehäuft haben muß, veröffentlichte er lediglich seinen Vortrag vor dem naturforschenden Verein in Brünn und einen anderen kurzen Aufsatz über *Hieracium*-Bastarde (1870). Mendel war also, gelinde gesagt, kein produktiver Autor. Aus seiner Korrespondenz mit Nägeli (Correns, 1905) wissen wir, daß er die *Pisum*-Resultate durch seine Kreuzungsversuche mit *Matthiola annua*, *M. glabra*, *Zea* und *Mirabilis* im Jahre 1869 völlig bestätigt fand. Leider war dies lange vor der Zeit, in der es heißt „veröffentliche oder vergehe!“, und Mendel unterrichtete die Welt niemals von dieser Bestätigung seiner früheren Entdeckung, die er in einer einzigen Veröffentlichung bekannt gemacht hatte.

Die *Verhandlungen* des Brünner naturforschenden Vereines wurden an die Bibliotheken von 115 oder mehr Institutionen versandt, darunter auch an die Royal Society und die Linnean Society in Großbritannien. Mendel ließ von seinem Aufsatz vierzig Sonderdrucke machen, und wir wissen, daß er sie, vermutlich unter anderen, an zwei berühmte Botaniker sandte: an A. Kerner von Marilaun in Innsbruck (der wegen seiner Verpflanzungsexperimente gut bekannt war) und an Nägeli, der einer der führenden Botaniker seiner Zeit und Mendel als Hybridenforscher bekannt war. In der Folge ergab sich eine rege Korrespondenz zwischen Mendel und Nägeli, von der jedoch leider nur Mendels Briefe erhalten geblieben sind. Es ist offensichtlich, daß Nägeli entweder Mendels These nicht verstand oder, was wahrscheinlicher ist, sie ablehnte. Statt Mendel zu ermutigen, tat er allem Anschein nach genau das Gegenteil und forderte ihn zum Beispiel nicht auf, seine Befunde in einer der angesehenen botanischen Zeitschriften zu veröffentlichen, wo andere auf sie aufmerksam geworden wären. Stattdessen riet er ihm, seine Vererbungstheorie an dem Habichtskraut (*Hieracium*) zu überprüfen, einer Gattung, in der, wie wir heute wissen, Parthenogenese (Apomixis) häufig ist, was Resultate zur Folge hat, die mit Mendels Theorie unvereinbar sind. Kurzgesagt, wie ein Historiker es ausgedrückt hat: „Mendels Verbindung mit Nägeli war absolut katastrophal“. Als

Nägeli 1884 sein großes Buch über Evolution und Vererbung veröffentlichte, erwähnte er in einem langen Kapitel, das sich mit Bastardierungsexperimenten befaßte, Mendel auch nicht nur ein einziges Mal. Dies ist nahezu unglaublich, da alles andere in diesem Kapitel von weit geringerer Bedeutung ist als Mendels Werk. Verachtete Nägeli den katholischen Geistlichen im weit entfernten Mähren? Oder war es einfach wissenschaftliche Intoleranz? Vermutlich wohl das letztere. Selten erinnert man sich daran, daß Nägeli zu den wenigen Biologen gehörte, die die Theorie reiner Mischvererbung vertraten (Mayr, 1973, S. 140). Seiner Ansicht nach mischten sich bei der Befruchtung das mütterliche und das väterliche Idioplasma zu einem homogenen Idioplasma (durch Verschmelzen der homologen Mizellenstränge zu einem einzigen Strang). Die Übernahme von Mendels Theorie hätte für Nägeli die restlose Aufgabe seiner eigenen Theorie bedeutet. Ohne Mendels Arbeit so sorgfältig zu prüfen, wie er dies hätte tun sollen, kam er daher einfach zu dem Schluß, daß dieser Unrecht haben mußte (Weinstein, 1962).

Mendels Bescheidenheit trug auch nicht gerade zu einer großen Verbreitung seiner Theorie bei. Nachdem Nägeli ihm die kalte Schulter gezeigt hatte, machte er allem Anschein nach keine weiteren Anstrengungen mehr, mit anderen Botanikern oder Hybridenzüchtern in Verbindung zu treten oder auf nationalen oder internationalen Treffen zu berichten. Er nannte seine siebenjährige Arbeit, die mehr als 30.000 Pflanzen umfaßte, „ein isoliertes Experiment“!

Mendel war sich völlig darüber klar, das er es bei der Erbse mit einer ungewöhnlich einfachen Situation zu tun hatte. Dies war zweifellos der Grund, warum er diese Art zu seinem Hauptmaterial wählte. Fast alle Komplikationen der chromosomalen Vererbung, die seither entdeckt worden sind, traten bereits bei der einen oder anderen Versuchspflanzenart auf, mit denen Mendel gearbeitet hatte. Angesichts der Mittel, die ihm zur Verfügung standen, hätte er sich von den Komplikationen, wie sie sich aus Kopplung, crossing over und Polyploidie ergaben, sicher aus der Fassung bringen lassen. In der Tat legte die Apomixis des *Hieracium* ihn später völlig lahm, so daß er den Eindruck gewann, seine Befunde seien vielleicht nicht für alle Pflanzenarten gültig. Er sagte selbst: „Eine endgültige Entscheidung kann erst dann erfolgen, bis Detail-Versuche aus den verschiedensten Pflanzenfamilien vorliegen“ (1866, S. 3). Möglicherweise wurde Mendels Haltung in diesem speziellen Fall von seiner physikalischen Ausbildung nachteilig beeinflusst. Die Physiker (wenigstens zu Mendels Zeiten) suchten immer nach allgemeinen Gesetzen. Dementsprechend wären die „Gesetze“, die Mendel für Erbsen gefunden hatte, nur dann gültig, wenn sie auch auf *Hieracium* und alle anderen Pflanzen zutrafen. Dachte Mendel, seine *Pisum*-Gesetze seien ungültig, weil er einige andere Pflanzen fand, auf die diese Gesetze nicht zuzutreffen schienen?

Wie schon oben angedeutet, gab es noch eine andere Schwäche an Mendels Ansatz. Als er beschloß, „die Geltung der für *Pisum* aufgestellten Sätze [bedürfe] . . . noch der Bestätigung“, wandte er sich der Züchtung von Arthybriden zu. Obgleich er sich darüber klar war, daß dies nicht ganz dasselbe war wie die Bastardierung von Varietäten (S. 39), machte ihn die Arbeit an Arthybriden nichtsdestoweniger unsicher und ließ ihn seine *Pisum*-Befunde nicht so energisch vertreten, wie sie es verdienten. Besonderes Kopfzerbrechen bereiteten ihm angeblich konstante Arthybriden. Hierin stand Mendel allerdings nicht allein. Das Interesse der Hybridenzüchter galt vor allem dem Wesen der Art, und vor 1900 erwähnten sie (von Nägeli bis zu Hoffmann und Focke) Mendels Kreuzungen von Bohnen- (*Phaseolus*) und Habichtskraut- (*Hieracium*)arten, nicht aber seine Mendelschen Spaltungszahlen für Erbsenvarietäten.

Noch lange nach 1900 nahm man weithin an, die kontinuierliche Variation gehorche völlig anderen Vererbungsgesetzen als denen Mendels, und dies mag ein weiterer Grund für die Vernachlässigung von Mendels Werk gewesen sein. Schließlich galt die allmähliche kontinuierliche Variation nach 1859 in weiten Kreisen als die einzige Variation, die für einen Evolutionisten von Interesse war.

Wie die Historiker ermittelt haben, wurde Mendels Werk vor 1900 ungefähr ein Dutzend Mal zitiert. Die wichtigste Erwähnung war in Fockes großem Buch *Die Pflanzen-Mischlinge* (1881), in dem dieser einen Überblick über das Feld der Bastardierung gab. Von dem Zeitpunkt des Erscheinens dieses Buches an zog jeder, der auf diesem Gebiet arbeitete, Focke zu Rate, und fast alle jene, die nach diesem Datum Mendel erwähnten, hatten, wie sie sagten, den Hinweis in Focke gefunden. Focke selbst jedoch erkannte niemals die Bedeutung von Mendels Arbeit, und erwähnte sie in einer Weise, die niemanden besonders ermutigt haben dürfte, sich den Originalaufsatz anzusehen.

1864 sah sich Mendel gezwungen, seine Arbeit an *Pisum* aufzugeben, einmal wegen des starken Befalls mit dem Käfer *Bruchus pisi* und zum anderen aufgrund interessanter Befunde bei anderen Pflanzengattungen. 1871 wurde er zum Abt seines Klosters gewählt und war stark mit Verwaltungsarbeit belastet; seine Kreuzungsexperimente gab er auf. Er starb 1884 in dem recht jungen Alter von 62 Jahren an Nierenentzündung, und es bedurfte noch weiterer sechzehn Jahre, bis die Welt die Größe seiner Entdeckung erkannte.

Als letztes ist noch zu erwähnen, daß die Wiederentdecker von Mendel (insbesondere Correns), vertraut mit den Fortschritten der Zytologie, mehr in Mendels Bericht hineinlasen als tatsächlich darin ist. Heimans und Olby verdienen Anerkennung dafür, daß sie auf gewisse Unzulänglichkeiten in Mendels Interpretation hinweisen. Dies schmälert Mendels Leistung keineswegs. Doch ist es für uns leichter geworden, zu verstehen, warum Mendels Werk vierunddreißig Jahre lang unbeachtet geblieben war, seitdem Heimans und Olby gezeigt haben, daß Mendels Theorie nicht ganz so vollkommen war und sich nicht in solchem Maße von selbst erklärte, wie die Genetiker ein dreiviertel Jahrhundert lang behauptet haben.

Aus Gründen, die keineswegs klar sind, war Mendels Zeitalter nicht besonders an einer „reinen“ Transmissionsgenetik interessiert. Über die Vererbung dachte man im allgemeinen nur im Zusammenhang mit anderen biologischen Erscheinungen, etwa dem Artproblem (und dem der Arthybriden), dem Problem der Umweltinduktion (und der Vererbung erworbener Eigenschaften), der Differenzierung im Verlauf der Entwicklung, der Konsolidierung der Artmerkmale in der Isolation und ihr Auseinanderbrechen („Vermischen“) bei Wegfallen der Isolationsschranke und so weiter, nach. Es ist viel darüber spekuliert worden, welche Wirkung Mendels Aufsatz wohl auf Darwin gehabt hätte, wenn dieser ihn gelesen hätte. Ich stimme mit denen überein, die meinen, daß er, wenn überhaupt, nur wenig Einfluß gehabt hätte. Es dauerte viele Jahre (selbst nach 1900), bis die „echten Darwinisten“, wie sie sich gern nannten, verstanden, daß sich die allmähliche Evolution und kontinuierliche Variation in Mendelschen Begriffen erklären ließen. Darwin hätte vermutlich dieselbe Schwierigkeit gehabt. Er kannte Sagerets Werk, doch half ihm dies allem Anschein nach nicht, die Variation zu verstehen. Und was die Probleme betrifft, an denen Darwin, als Evolutionist, am meisten interessiert war, etwa „die mysteriösen Gesetze der Korrelation“, den Erwerb der Fortpflanzungsisolation und den Beweis der „Kohäsion des Genotyps“, so tappen selbst wir – achtzig Jahre nach der Wiederentdeckung Mendels – immer noch sehr im Dunkeln.

Ohne die Kenntnis der chromosomalen Zytologie, ohne die theoretische Analyse Weismanns, und ohne von den vielen anderen bahnbrechenden Entdeckungen zu profitieren, die zwischen 1865 und 1900 gemacht wurden, hatte Mendel eine neue Betrachtungsweise des Phänomens der Vererbung entdeckt. Er legte das Gewicht auf das Verhalten von Merkmalseinheiten und gelangte, auf diesem Ansatz aufbauend, zu weitreichenden Verallgemeinerungen. Sein Werk gehört zu den brillantesten Leistungen in der Geschichte der Wissenschaft. Mendel war ein leidenschaftlicher Wissenschaftler. Dies spiegelt sich zum Beispiel auch in der Begeisterung wider, mit der er Nägeli seine Befunde mitteilt: „Da wird vom Frühlinge an, bis in den Herbst hinein täglich das Interesse aufs Neue gespannt, und die Mühe, welche den Schutzbefohlenen zugewendet werden muß, findet darin einen reichlichen Ersatz. Sollte es mir nebstbei gelingen die Lösung des Problems durch meine Versuche irgendwie fördern zu können, so würde ich mich doppelt glücklich fühlen“ (Correns, 1905, S. 210).

Seine kurze Abhandlung „Versuche über Pflanzen-Hybriden“ ist, wie Curt Stern dies so gut ausgedrückt hat, „einer der Triumphe des menschlichen Geistes. Sie kündigt nicht einfach die Entdeckung wichtiger Fakten aufgrund neuer Beobachtungs- und Versuchsmethoden an, sondern fügt diese in einem Akt höchster Kreativität in ein Begriffssystem ein, das ihnen generelle Bedeutung verleiht. ... [Mendels klassisches Werk] bleibt als erhabenes Beispiel wissenschaftlichen Experimentierens und tiefreichenden Durchdringens von Daten lebendig“ (Stern und Sherwood, 1966, S. v).

17 Die Blütezeit der Mendelschen Genetik

Darwins *Variation der Tiere und Pflanzen* (1868), de Vries' *Intracelluläre Pangenesis* (1889) und Weismanns *Keimplasma* (1892) riefen ein immer stärkeres Interesse an der Frage der Vererbung wach [1]. Hugo de Vries und Carl Correns begannen im Jahre 1892 mit systematischen Kreuzungsexperimenten und beide veröffentlichten 1899 wichtige Resultate ihrer Experimente über *Xenia* (Bildung von Endosperm durch den Pollenkern; siehe Dunn, 1966). Aber im Frühjahr 1900 fand eins der außerordentlichsten Ereignisse in der Geschichte der Biologie statt; es geschah scheinbar plötzlich wie eine Explosion, tatsächlich aber war es nur der Höhepunkt einer langen Entwicklung: Drei Botaniker, de Vries, Correns und Tschermak, veröffentlichten innerhalb nur weniger Monate Mitteilungen; sie hätten unabhängig voneinander gewisse Vererbungsgesetze entdeckt, um bei Überprüfen der Literatur festzustellen, daß Mendel ihnen um fünfund-dreißig Jahre zuvorgekommen war. Seit jenem denkwürdigen Frühjahr ist immer wieder der Verdacht laut geworden, ob die Aussagen der drei Wiederentdecker wirklich in allen Einzelheiten wahr seien. Die Frage scheint wichtig genug, um eine etwas genauere Betrachtung zu rechtfertigen [2].

Die Wiederentdecker Mendels

In seinem 1889 erschienenen Werk *Intracelluläre Pangenesis* hatte de Vries deutlich gesagt, die Vererbung müsse in Merkmaleinheiten zerlegt werden, deren jede unabhängig von den anderen vererbt werde [3]. Er hatte auch ein Versuchsprogramm skizziert. Da er jedoch zu jener Zeit mit physiologischen Experimenten beschäftigt war, begann er erst 1892 ernsthaft mit seinen Kreuzungsversuchen. Zunächst konzentrierte er sich auf *Silene*, *Papaver* und *Oenothera*. 1894 fand er unter 536 *Silene*-Pflanzen der F_2 -Generation 392 haarige und 144 glatte (2,72:1). Bei einer F_2 -Kreuzung von Mohnblumen 1895 erhielt er 158 schwarze und 43 weiße Blütenblatrflecken (3,67:1), und 1896 erkannte er, daß sich die weißfleckigen reinrassig vermehrten. Andere in diesen Jahren durchgeführte Experimente bestätigten diese Befunde. Bis zum Herbst 1899 hatte er in mehr als dreißig Arten und Varietäten eine klare Spaltung erhalten und gewann schließlich die Überzeugung, daß die Aufspaltung alternativer Merkmale einem allgemeinen Gesetz gehorche, und daß es gerechtfertigt wäre, seine Resultate zu veröffentlichen. Im März 1900 sandte er innerhalb weniger Wochen hintereinander zwei Abhandlungen, in denen er seine Befunde beschrieb, an die Akademie der Wissenschaften in Paris (zur Vorlage in der Sitzung vom 26. März 1900) sowie eine an die Deutsche Botanische Gesellschaft, wo sie am 14. März einging (siehe Krizenecky, 1965). Tatsächlich wurden die Pariser Schrif-

ten ein paar Tage früher (vor dem 21. April) als der deutsche Aufsatz (25. April) veröffentlicht. In einer Fußnote zu dem deutschen Aufsatz schrieb de Vries, daß er Mendels wichtige Abhandlung „selbst erst kennenlernte, nachdem ich die Mehrheit meiner Versuche abgeschlossen und die im Text mitgeteilten Sätze daraus abgeleitet hatte“. Olby (1966, S. 129) kam auf der Grundlage zahlreicher Indizien zu dem Ergebnis, de Vries könne Mendels Schrift bereits 1896 oder 1897 gelesen haben; Zirkle (1968) meinte, dies sei erst 1899 geschehen, und Kottler (1979) fand zusätzliche Beweise für dieses spätere Datum.

In diesen Jahren benutzte de Vries bei seinen Vorlesungsnotizen noch seine eigene Terminologie aktiv (*A*) und latent (*L*) anstelle von Mendels Ausdrücken dominierend und rezessiv, und in einem Schaubild für seine Studenten gebrauchte er variable Prozentsätze für die Spaltung (77,5%:22,5%, 75,5%:24,5%), als ob er sich noch nicht über die wahre Ursache der Spaltung klar sei. Ebenfalls erwähnenswert ist, daß er in seinem Aufsatz aus dem Jahre 1900 von seinen sehr zahlreichen *Oenothera*-Kreuzungen lediglich die Kreuzung *lamarckiana* x *brevistylis* nannte, wovon die letztere die einzige echte Genmutation war, die er in seinem *Oenothera*-Material gefunden hatte [4]. Wie de Vries in seiner Korrespondenz mit Bateson schrieb, unterschied er zwischen progressiven und abgeleiteten Merkmalen, von denen nur die letzteren den Mendelschen Gesetzen gehorchten.

De Vries gibt an, er haben den Hinweis auf Mendel in der Bibliographie eines 1892 veröffentlichten Artikels gefunden, den er offenbar ein paar Jahre später nachlas und der bewirkte, daß er sich mit Mendels Originalveröffentlichung befaßte. Zweifellos hatte er zu jener Zeit bereits Spaltungsverhältnisse gefunden, die wir heute als 3:1 Verhältnisse interpretieren würden, und auch das Nicht-Aufmendeln der Rezessiven war ihm bereits bekannt; doch bedeutet dies nicht zwangsläufig, daß er, durch diese Befunde veranlaßt, bereits seine früheren, falschen Vorstellungen aufgegeben hatte. Wie alle anderen Forscher der achtziger Jahre des 19. Jahrhunderts hatte de Vries ursprünglich geglaubt, Merkmale könnten durch multiple Partikel determiniert werden (siehe Kapitel 15). Verhältnisse wie 394:144 oder 158:43 oder 77,5%:22,5% bedeuteten überhaupt nichts, wenn man annahm, daß Erbeigenschaften durch mehrere Faktoren determiniert würden. Wenn de Vries Verhältniszahlen gebrauchte, so nannte er immer solche wie 2:1 oder 4:1 (Kottler, 1979). War die Lektüre von Mendels Schrift für ihn Grund genug, seine ursprüngliche Theorie aufzugeben und sich Mendels Theorie zu eigen zu machen, derzufolge ein einziges Element von jedem Elter ein individuelles Merkmal bestimmte? Wir werden es niemals wissen. So wie die Dinge liegen, müssen wir uns mit de Vries' Aussage zufriedengeben, er habe das Gesetz der Aufspaltung aus seinen eigenen Experimenten geschlossen, ebenso wie Mendel dieses Gesetz von ähnlichen Resultaten abgeleitet hatte. Durch seine Konzentration auf die experimentelle Analyse von Merkmalseinheiten war de Vries der Lösung sicherlich sehr nahe gekommen. Es war nur noch ein winziger Schritt bis zur Aufgabe der letzten falschen Komponente (häufige Pangenreplikation) seiner früheren Theorie. Andererseits gelang es zum Beispiel Bateson trotz guter Mendelscher Verhältniszahlen nicht, die Mendelsche Erklärung zu finden, solange er nicht den Aufsatz von de Vries gelesen hatte.

Gewiß war de Vries tief enttäuscht, daß ihm Mendel zuvorgekommen war, und dies mag einer der Gründe gewesen sein, weshalb er die strikt genetischen Konsequenzen seiner Befunde nicht mehr weiterverfolgte, sondern sich statt dessen der evolutionären Auslegung progressiver Mutationen zuwandte. Allerdings scheint sein Hauptinteresse

die ganze Zeit der Artbildung gegolten zu haben. Augenscheinlich meinte er, die Mendelsche Vererbung sei lediglich einer unter mehreren genetischen Mechanismen. Wie sonst ließe sich erklären, daß er (am 30. Oktober 1901) an Bateson schrieb: „Es wird mir immer klarer, daß der Mendelismus eine Ausnahme von der allgemeinen Regel des Kreuzens darstellt.“ Daher wandte er sich mehr oder weniger vom Mendelismus ab und dem Studium anderer Formen der Vererbung zu, die seiner Ansicht nach für die Evolution von größerer Bedeutung waren.

Aus drei Gründen wird de Vries immer als eine hervorragende Figur in der Geschichte der Genetik genannt werden:

1. weil er unabhängig von Mendel die Idee vertrat, die Unterschiede zwischen den Individuen seien in Merkmalseinheiten zu zerlegen;
2. weil er der erste war, der die Wirkungsweise der Mendelschen Spaltung an einer breiten Auswahl von Pflanzenarten demonstrierte und
3. weil er das Konzept der Mutabilität genetischer Einheiten entwickelte.

Er war somit weit mehr als nur ein Wiederentdecker Mendels. Und natürlich war de Vries Mendel gegenüber gewaltig im Vorteil. Er konnte sich bei der Entwicklung seiner Theorie die Resultate der neuen zytologischen Forschung zunutze machen. Während Mendel weise darauf verzichtete, über die Natur der „Elemente“, der körperlichen Grundlage seiner Merkmale, zu spekulieren, setzte de Vries sie in Beziehung zu den neudefinierten Darwinschen Pangenomenen. Er schuf, hinsichtlich der Vererbung, eine Synthese von Darwin und Mendel.

Der Fall von Carl Correns (1864–1933) [5], dem zweiten Wiederentdecker der Mendelschen Vererbung, liegt klarer. Correns erklärt, die Auslegung der Mendelschen Spaltung sei ihm „blitzartig“ gekommen, als er eines Tages gegen Morgen wach im Bett gelegen habe (im Oktober 1899). Er war jedoch mit anderen Forschungen beschäftigt und las Mendels Schrift erst ein paar Wochen später (aber er erwähnte sie in seinem Xenia-Artikel im Dezember 1899). Erst als er am 21. April 1900 einen Separatabdruck des Aufsatzes erhielt, den de Vries an die Französische Akademie der Wissenschaften geschickt hatte, schrieb er (in einem einzigen Tag) seine Befunde nieder, die in der Sitzung der Deutschen Botanischen Gesellschaft am 27. April vorgetragen und etwa am 25. Mai veröffentlicht wurden. Correns hielt seinen Anteil an der Wiederentdeckung von Anfang an nicht für sehr wichtig und nahm in den Titel seiner ersten Mitteilung einen Hinweis auf Mendel („Mendels Gesetz“) auf. Ihm war klar, daß „die geistige Arbeit, die Gesetze für sich selbst erneut zu entdecken, durch die Forschung der vergangenen dreißig Jahre, insbesondere durch die Arbeit Weismanns derart erleichtert worden war, daß sie weit hinter der Leistung Mendels zurückbleibt“. Das einzige, was hinsichtlich Correns' unabhängiger Wiederentdeckung Mendels verdächtig erscheinen könnte, ist die Tatsache, daß er ein Schüler Nägelis war (dessen Nichte er heiratete) und Mendels Werk schon die ganze Zeit gekannt haben konnte. Dies erscheint allerdings unglaublich, da es höchst sonderbar gewesen wäre, wenn Correns diesen Hinweis, sollte er ihm tatsächlich zwanzig Jahre lang zugänglich gewesen sein, nicht schon weit eher aufgegriffen und weiterverfolgt hätte.

Als dritter unabhängiger Wiederentdecker der Mendelschen Gesetze wird immer der österreichische Pflanzenzüchter Erich Tschermak angeführt. Wie Stern (1966, S. xi) gezeigt hat, ist es kaum berechtigt, Tschermak zu den Wiederentdeckern zu zählen. Zwar hatte er in der Tat Mendels Aufsatz gefunden, die Grundprinzipien der Mendelschen

Vererbung aber nicht verstanden, wie aus seinen Schriften des Jahres 1900 hervorgeht. Dessenungeachtet war Tschermak in wichtigem Maße daran beteiligt, die Aufmerksamkeit der Pflanzenzüchter auf die Bedeutung der Mendelschen Genetik zu lenken.

Warum gerade so viele der frühen Mendelisten (Mendel, de Vries, Correns, Tschermak, Johannsen) Botaniker waren, ist niemals zufriedenstellend erklärt worden. Vermutlich gab es eine reichere Tradition, Varietäten von Garten- und Kulturpflanzen zu züchten, da Pflanzen so viel leichter zu kultivieren und zu ziehen sind als Tiere. Möglicherweise gibt es auch mehr diskontinuierliche Merkmale an Blättern und Blüten, als man sie bei Haustieren (etwa bei Schaf, Rind und Schwein) findet. Die Mehrheit der von den Tierzüchtern untersuchten Charaktere waren außerordentlich polygen und für eine elementare Mendelsche Analyse keineswegs geeignet. Doch kurz nach 1900 begann Bateson seine Arbeiten über das Haushuhn, Cuénot in Frankreich und Castle in den Vereinigten Staaten (1902) begannen über Nagetiere zu arbeiten; und 1905 führte Castle *Drosophila* als Versuchstier ein. Bald holte die Tiergenetik die Pflanzengenetik ein und überholte sie, als die Schulen von Morgan und Chetverikov ihre Tätigkeit aufnahmen. Bereits 1914 brauchte A. Lang 890 Seiten, um lediglich über die seit 1900 in der Säugetiergenetik erzielten Befunde zu berichten.

Pflanzen (sogar höhere Pflanzen) besitzen eine viel reichere Vielfalt an genetischen Systemen als Tiere. Dies kann für jemanden, der universelle „Gesetze“ aufstellen will, sehr irreführend sein. Beispiele sind die apomiktischen Systeme von *Hieracium*, die Mendel unsicher werden ließen, die balancierten heterozygoten Chromosomenringe von *Oenothera*, die de Vries zu einer falschen Artbildungstheorie verleiteten, und die selbstbefruchtenden fast homozygoten Bohnen (*Phaseolus*), die Johannsen dazu veranlaßten, der natürlichen Auslese keine große Bedeutung beizumessen [6]. Zytoplasmatische Effekte sind allem Anschein nach bei Pflanzen sehr viel stärker verbreitet als bei Tieren und fesselten (insbesondere in Deutschland) die Pflanzengenetiker, ohne (in der prä-molekularen Epoche) besonders interessante Resultate zu erbringen. Andererseits lieferte das Pflanzenreich nicht nur die Erbse, sondern auch Getreidearten, besonders Weizen, Gerste, Mais, Baumwolle (*Gossypium*), Tabak und viele andere genetisch höchst aufschlußreiche Arten.

Bisher gibt es noch keine vergleichende Analyse der positiven (und negativen) Beiträge der verschiedenen, in der genetischen Forschung benutzten Tier- und Pflanzenarten. Ein großer Teil der Arbeiten, das muß zugegeben werden, bestätigte lediglich, was bereits für *Drosophila* oder Mais gesichert war. Vor der molekularen Periode spielte sich die genetische Forschung zum überwiegenden Teil entweder in Botanik- oder Zoologieinstituten ab, und die Zusammenarbeit zwischen Pflanzen- und Tiergenetikern war nicht immer so intensiv, wie es wünschenswert gewesen wäre. Nach den dreißiger Jahren wurden niedere Pflanzen (Algen, Fungi, Hefen) und Prokaryonten (Bakterien, Viren) zunehmend zu dem bevorzugten Material der Genetiker. Die Entdeckung der ausgeprägten Unterschiede zwischen den genetischen Systemen von Eukaryonten und Prokaryonten hat seit den sechziger Jahren das Interesse an der Genetik der Eukaryonten erneut belebt.

Die klassische Periode der Mendelschen Genetik

Die frühe Geschichte der Genetik zerfällt in zwei Abschnitte, den ersten von 1900 bis etwa 1909, den zweiten ab 1910. Während der ersten Periode, die häufig als Mendelismus bezeichnet wird, standen evolutionäre Kontroversen und Zweifel an der universellen Gültigkeit der Mendelschen Vererbung im Mittelpunkt. Diese Periode wurde geprägt von de Vries, Bateson und Johannsen, „den frühen Mendelisten“, wie sie oft genannt wurden. Der Ausdruck Mendelismus hat verschiedene Bedeutungen, je nach dem Aspekt des Mendelismus, der betont wird. Für das Establishment der Genetik ist es die Periode, in der die partikuläre Vererbung fundiert und die Unveränderlichkeit der Erbanlagen betont wurde. Für den Evolutionisten ist es eine Zeit, in der führende Genetiker völlig falsche Ideen über Evolution und Artbildung vertraten und in der man den Mutationsdruck für weit wichtiger hielt als die Auslese – Vorstellungen, die zu einer Entfremdung zwischen Genetikern und Naturforschern führten. Dasselbe Wort „Mendelismus“ wurde also manchmal mit einem anerkennenden und manchmal mit einem negativen Unterton verwendet.

Die zweite Zeitspanne setzte 1910 ein und stand unter dem Zeichen der Morgan-Schule; hier beschäftigte man sich sehr viel intensiver mit rein genetischen Fragestellungen, wie der Natur des Gens und der Anordnung von Genen auf den Chromosomen. Mit der Zeit wurde der Ausdruck „Genetik“, 1906 von Bateson vorgeschlagen, für diese erweiterte Auffassung der Vererbungswissenschaft übernommen.

Es dauerte vierunddreißig Jahre, bis Mendels Veröffentlichung wiederentdeckt wurde, danach aber breitete sich die Kenntnis von Mendels Befunden mit noch nie dagewesener Geschwindigkeit aus. Sowohl Correns als auch Tschermak lasen de Vries' Mitteilung gegen Ende April 1900 und veröffentlichten ihre eigenen Ergebnisse im Mai und Juni. In Großbritannien berichtete William Bateson auf dem Treffen der Royal Horticultural Society am 8. Mai über Mendels Versuche, und in Frankreich verwies Cuénot ebenfalls bald auf Mendels Arbeit.

Wie dies bei den meisten großen wissenschaftlichen Bewegungen der Fall ist, erfolgte der spätere Fortschritt in verschiedenen Ländern mit sehr unterschiedlicher Geschwindigkeit. Ohne jede Frage war es Großbritannien, das die Führung der Mendelschen Genetik übernahm, bald darauf gefolgt von den Vereinigten Staaten, die schließlich Großbritannien überholten (Castle [7], East, Morgan und andere). In Deutschland setzte die Genetik die Tradition der achtziger Jahre des 19. Jahrhunderts fort und konzentrierte sich auf die Entwicklungsgenetik sowie auf unorthodoxe Phänomene (tatsächliche oder scheinbare zytoplasmische Vererbung, Protozoengenetik und so weiter). In Frankreich geschah nach den vielversprechenden Anfängen Cuénots [8] nicht viel bis zu den dreißiger Jahren des 20. Jahrhunderts. In Rußland, so bemerkte Gaissinowitch (1973, S. 98), „begann sich die Genetik erst in der sowjetischen Periode als ein Zweig der Naturwissenschaft zu entwickeln“. In der nichtwestlichen Welt entstand niemals eine Wissenschaft der Genetik. Wo die Genetik blühte, und in welche Richtung sie sich entwickelte, hing ganz und gar von den führenden Persönlichkeiten auf dem Gebiet ab. Sonderbarerweise jedoch spielten weder Correns noch de Vries bei den darauffolgenden Fortschritten der Mendelschen Genetik eine wichtige Rolle. Diese sind, zumindest in den ersten Jahren, vor allem das Verdienst William Batesons (1861–1926) [9], der die Bedeutung Mendels besser erkannte als die sogenannten Wiederentdecker (Darden, 1977).

Batesons Interesse hatte, seit seinem Aufenthalt in Prof. W. K. Brooks Laboratorium an der Johns Hopkins Universität (1883, 1884) der diskontinuierlichen Variation (siehe Teil II) gegolten, und seit den achtziger Jahren hatte er sich mit Züchtungsversuchen beschäftigt, sie allerdings erst seit etwa 1897 intensiv betrieben. Am 11. Juli 1899 legte er der Royal Horticultural Society einen Aufsatz vor, der den Titel trug „Hybridisierung und Kreuzbefruchtung als eine Methode der wissenschaftlichen Untersuchung“. Aus diesem Bericht geht deutlich hervor, daß er – ungeachtet der vielen Befunde, die heute leicht in Mendelschen Begriffen interpretiert werden – zu jener Zeit noch keine Theorie der Vererbung entwickelt hatte. Die Erleuchtung kam ihm erst, als er am 8. Mai 1900 (im Zug von Cambridge nach London) Mendels Originalaufsatz las. Er wurde unverzüglich zu einem begeisterten Mendelisten, ließ Mendels Arbeit übersetzen und veröffentlichte sie mit Fußnoten versehen in dem *Journal of the Royal Horticultural Society* (1900). Zum Teil war Batesons Begeisterung durch die Tatsache bedingt, daß er in der Spaltung eine Bestätigung seiner (falschen) These (1894) sah, die Artbildung sei das Resultat diskontinuierlicher Variation. De Vries vertrat dieselbe Evolutionstheorie, und auch in seinen Augen war die Diskontinuität Mendelscher Faktoren ein wichtiger Beweis für seine salutationistische Artbildungstheorie. So verdankte Mendel paradoxerweise sein Bekanntwerden und die Aufmerksamkeit, die man ihm schenkte, zum großen Teil peripheren, wenn nicht gar falschen Gründen. Die Opposition, die die Bateson-de Vries'sche These auf den Plan rief, ist in Kapitel 12 behandelt, und wir befassen uns im folgenden lediglich mit Batesons Beiträgen zur Transmissionsgenetik.

Wir verdanken Bateson einige der wichtigsten technischen Termini auf diesem Gebiet. Er prägte den Ausdruck *Genetik* für die neue Wissenschaft (1906) und führte auch (1901) die Ausdrücke *Allele* (ursprünglich Allelomorph), *Heterozygote* und *Homozygote* ein. Die Existenz dieser semantisch unzweideutigen Termini bedeutete eine außerordentliche Erleichterung der Kommunikation während dieser Periode. Aber Bateson und seine Mitarbeiter waren darüber hinaus auch für wichtige faktische Beiträge zu unserem Verständnis der Vererbung verantwortlich. Sie entdeckten als erste gewisse Abweichungen von der einfachen Mendelschen Situation (beispielsweise Polygenie und Koppelungsbruch). Durch Bateson gewann die Genetik damals eine Schwungkraft, die in allen anderen europäischen Ländern restlos fehlte.

Bateson war eine komplizierte Persönlichkeit, im Meinungsstreit kämpferisch beinahe bis zur Unhöflichkeit, aber zugleich völlig der Forschung verschrieben. Er war eine sonderbare Mischung von Revolutionär und Konservativem, dem es sehr schwer fiel, neue Ideen zu akzeptieren. In den ersten zehn Jahren nach 1900 war er die wichtigste treibende Kraft der Genetik; Castles Feststellung (1951), daß Bateson „der wahre Gründer der Wissenschaft der Genetik war“, ist durchaus gerechtfertigt. Nach 1910 jedoch schien seine Opposition gegen die Chromosomentheorie (siehe unten) und sein fortwährendes Eintreten für spontane Artbildung nicht mehr konstruktiv zu sein. In seiner Rolle als Revolutionär machte er die unsterbliche Bemerkung (1908, S. 22): „Hegt eure Ausnahmen; wenn es keine gibt, wird die Arbeit so eintönig, daß niemand Wert darauf legt, sie fortzusetzen. Sorgt dafür, daß sie immer unversteckt und sichtbar sind. Ausnahmen sind wie das rohe Mauerwerk eines in die Höhe wachsenden Gebäudes, das besagt, dort kommt noch mehr, und das zeigt, wo als nächstes weitergebaut werden wird.“ In seiner eigenen Forschung konzentrierte er sich stark auf tatsächliche oder scheinbare Ausnahmen, und einige seiner wichtigen Entdeckungen waren das Resultat der Tatsache, daß er sein eigenes Motto befolgte.

Fortschritte in der Mendelschen Genetik

Die Geschwindigkeit, mit der nach 1900 die neuen Entdeckungen in der Genetik gemacht wurden, ist in der Geschichte der Wissenschaft fast ohnegleichen. Gleichgültig, ob wir uns Locks Lehrbuch der Genetik (1906, insbesondere S. 163–275) oder Batesons Lehrbuch (1909) ansehen, wir sind erstaunt über die Reife, die das Verständnis der Mendelschen Vererbung bereits so kurz nach 1900 erreicht hatte. Welches waren die Gründe für diesen raschen Fortschritt? Einer war natürlich, daß die Schönheit und Einfachheit der neuen Theorie jeden dazu einlud, genetische Experimente vorzunehmen, um ihre Universalität zu testen. Da das Gebiet brandneu war, hatte fast jeder eine Chance, neue Entdeckungen zu machen. Die Mendelschen Gesetze erlaubten sowohl Vorhersagen über Vererbungsmodi als auch eine unverzügliche Überprüfung dieser Vorhersagen. Ein zweiter Grund ist etwas zweifelhafter: die großartigen Errungenschaften der zytologischen Forschung in den fünfunddreißig Jahren vor 1900 hatten eine solche solide Grundlage gelegt, daß es hätte möglich sein müssen, fast jede rein genetische Entdeckung in zytologischen, und im Besonderen in chromosomalen Begriffen zu erklären. Die Chromosomenzytologie baute eine Brücke zu anderen Bereichen der Biologie; es war eine Brücke, die gebaut worden war, bevor sie benutzt werden konnte. Kurioserweise aber wurde sie, als sie schließlich benutzt werden konnte, von den Genetikern (wie etwa Bateson, Castle und East) vor Morgan fast völlig ignoriert.

Die Kenntnis der Vererbungsmechanismen konnte nun dazu verwendet werden, um neues Licht auf Phänomene in verschiedenen Bereichen der Biologie zu werfen, beispielsweise auf die Evolutionsbiologie (Kapitel 12 und 13) oder Entwicklungsphysiologie (ein Thema, das in einem späteren Band zu behandeln ist). In der folgenden Erörterung liegt der Ton auf Aspekten der Transmissionsgenetik.

Semidominanz

Unter den sieben Merkmalspaaren, die Mendel analysiert hatte, erkannte er von jedem Paar nur zwei Varianten an: die dominante und die rezessive. Doch gilt dies, wie Mendel selbst fand, nicht für alle Merkmalspaare. Er bemerkte etwa, daß die Blütezeit „fast genau intermediär zwischen denen [der Elternpflanzen] liegt“. Auch Correns (1900) fand, daß gewisse Faktoren nicht voll dominant sind, sondern nur „semi-dominant“, und somit einen F_1 -Phänotypus produzieren, der gewissermaßen zwischen dem der beiden Eltern liegt. Zwei Jahre später fand Bateson eine solche Semidominanz, als er weiße Hühner mit schwarzen Hühnern kreuzte. Die F_1 war das blaue andalusische Huhn.

Damit wurde nicht nur die Semidominanz bestätigt, sondern auch die Tatsache bewiesen, daß Mendels Gesetze für Tiere ebenso gelten wie für Pflanzen. Zu ungefähr der gleichen Zeit demonstrierte Cuénot dies auf der Grundlage seiner Arbeit über die Fellfarbgene der Hausmaus. Wenn man berücksichtigt, daß Zellen und Zellkerne von Pflanzen und Tieren völlig gleichwertige Phänomene aufweisen, war dieser Befund vielleicht nicht ganz und gar unerwartet. Nichtsdestoweniger trug die Entdeckung, daß die Mendelschen Vererbungsgesetze in beiden Reichen Gültigkeit haben, weiter dazu bei, die alte Schranke zwischen Zoologie und Botanik niederzureißen.

Das Gen, die Einheit der Vererbung

Vor 1909 besaß man keinen allgemein akzeptierten Ausdruck für den genetischen Faktor, der einem sichtbaren Merkmal zugrundeliegt. Spencer, Haeckel, Darwin, de Vries, Weismann und andere, die über Vererbung spekulierten, hatten die Existenz gewisser Korpuskeln mit verschiedenen Eigenschaften postuliert, aber die Namen, die sie benutzten, hatten sich nicht allgemein durchgesetzt (siehe Kapitel 16).

Mendel speulierte so wenig wie möglich über das Wesen des genetischen Materials, eine weise Entscheidung, wenn man bedenkt, daß 1865 nur ein sehr rudimentäres Verständnis von Zellkern und Chromosomen bestand. Er bezog sich bei seinen Experimenten auf „Merkmale“ und „Charaktere“ und beschränkte sich im wesentlichen auf den Phänotypus, obgleich man allgemein annimmt, daß sich die von ihm benutzten Symbole *A*, *Aa*, *a* auf die Konstitution des Genotypus beziehen. In seinen Schlußbemerkungen (1866, S. 41–42) verwandte er den Ausdruck „Elemente“ zehn Mal, mehrere Male ziemlich genau in dem Sinne, wie wir heute das Wort „Gen“ benutzen würden, doch hatte er keine klare Vorstellung von dem genetischen Material. Gleichgültig, was Mendel wirklich im Sinn gehabt hatte: Was er beschrieben hatte, bedeutete für die frühen Mendelisten das, was wir heute Mendelsche Vererbung nennen würden.

Im Jahre 1900 gab es die Ausdrücke „Phänotyp“ und „Genotyp“ noch nicht, wenngleich Weismann implizite zwischen Keimplasma und Soma unterschied. Für de Vries gab es keinen wirklichen Unterschied zwischen dem genetischen Material und dem Körper (Phänotyp), da seine Pangene sich ungehindert vom Zellkern zum Zytoplasma bewegten. Ein Pangen entsprach in seiner Vorstellung einem elementaren Charakter oder einer Merkmalseinheit. Er postulierte die Existenz einer getrennten erblichen Basis für jedes unabhängige erbliche Merkmal. Gelegentlich bezog sich de Vries auf die genetischen Elemente auch mit dem Wort „Faktoren“, und Bateson sowie die Morgan-Schule übernahmen anfänglich diese Terminologie.

Wie de Vries, so versäumte es auch Bateson, deutlich zwischen einem zugrundeliegenden genetischen Faktor und dem resultierenden phänotypischen Merkmal zu unterscheiden. Er bezog sich auf „Merkmalseinheiten“, die „bei der Bildung der Gameten alternativ sind“ (1902). Um solche alternativen Situationen, wie glatt/runzlig bei den Erbsen, besser benennen zu können, führte Bateson den Ausdruck *Allelomorph* ein, der später zu *Allel* verkürzt wurde. Aber wieder versäumte er es, zwischen dem somatischen Merkmal und dessen Determinante (Gen) in der Gamete zu unterscheiden. Aus einer Reihe von Gründen nahm man vor ungefähr 1910 fast überall stillschweigend an, zwischen dem genetischen Faktor (Gen) und dem Merkmal bestünde eine 1:1 Relation. Daher war es wirklich gleichgültig, ob man die zugrundeliegende genetische Basis oder ihren phänotypischen Ausdruck meinte, wenn man von einer Merkmalseinheit sprach. Zum Teil dürfte es diese automatische Annahme gewesen sein, die Castle dazu veranlaßte, seine *contamination theory* aufzustellen.

Mit dem raschen Wachstum der genetischen Forschung nach 1900 wurde es notwendig, einen technischen Ausdruck für die materielle Grundlage eines unabhängigen erblichen Charakters zu prägen. Der dänische Genetiker W. L. Johannsen (1857–1927) erkannte, wie ähnlich die Mendelschen Faktoren in ihrem Verhalten den von de Vries postulierten Pangen waren, und schlug 1909 eine verkürzte Version des Wortes Pangen, nämlich *Gen*, für die materielle Basis eines erblichen Merkmals vor. Johannsen war Physikalist und wünschte nichts weniger, als eine durch präformistische Sprache be-

fleckte Definition des Ausdruckes „Gen“ zu geben: „Wir tangieren hier die für ein ruhiges Fortschreiten der Erbllichkeitsforschung äußerst gefährliche Auffassung der Gene als materielle, morphologisch charakterisierte Strukturen, eine Auffassung, gegen welche hier eindringlich gewarnt werden muß“ (1909, S.376). Statt das Gen zu definieren, sagte er folglich lediglich: „Das Gen ist insofern zunächst nur als eine Art Rechnungseinheit zu verwenden. Man hat durchaus nicht das Recht, das Gen als morphologisches Gebilde im Sinne von Darwins ‚gemmules‘ oder [Weismanns], ‚Biophoren‘, ‚Determinanten‘ u. a. spekulativ-morphologischer Begriffe anderer Autoren zu bezeichnen. Und wir dürfen uns dabei auch nicht vorstellen, daß je einem speziellen Gene . . . eine besondere phänotypische ‚Einzeleigenschaft‘ oder – wie die Morphologen gern sagen – ein ‚Merkmal‘ des fertigen Organismus entspricht“ (1909, S.165–170).

In dieser Definition kommt ein Konflikt zum Ausdruck, von dem zu jener Zeit die ganze Biologie durchdrungen war. Die Physikalisten – und Johannsen war aufgrund seiner Ausbildung stark von ihnen beeinflusst – wollten alles im Sinne von Kräften erklären. Die (aus einer epigenetischen Tradition kommenden) Embryologen waren ebenfalls ganz und gar nicht bereit, ein korpuskulares Gen zu akzeptieren, denn dies weckte in ihnen die Erinnerung an Präformation. Morgans ursprüngliche Abneigung dagegen, Gene oder zumindest korpuskulare Gene anzuerkennen, beruhte auf solchen Vorbehalten. Und schließlich war immer noch ein gewisser Einfluß des Essentialismus vorhanden, der sich jeglichem Aufteilen der Artessenz widersetzte. 1917 kritisierte Goldschmidt die extreme Vorsicht der Genetiker gegenüber dem Gen: „Wir meinen, daß diese geistige Einstellung gegenüber dem Problem das Resultat von Johannsens agnostischer Doktrin hinsichtlich der Natur des Gens ist, die als Reaktion eine Art mystischer Verehrung zur Folge hatte und dazu führte, daß die Idee irdischer Attribute eines Gens verabscheut wurde.“ Mit der Zeit wurde natürlich bewiesen, daß das Gen gerade eben jene (strukturellen) Merkmale besaß, die Johannsen so sorgfältig aus seiner Definition ausgeschlossen hatte. In der Tat kam man, von Morgan über Muller bis hin zu Watson und Crick, einer strukturellen Auffassung des Gens immer näher. Johannsens Ausdruck „Gen“ setzte sich bald universell durch, denn er entsprach einem dringenden Bedarf nach einem technischen Terminus zur Bezeichnung der Einheit der Vererbung. Das Fehlen einer Definition für das Gen war zum Teil für einige der Kontroversen in den folgenden Jahren verantwortlich. Eine weitere Quelle der Verwirrung war, daß die Autoren bis fast zur Gegenwart nicht konsequent darin gewesen sind, was sie mit Gen meinen. Wenn man zum Beispiel über das Gen für weiße Augen bei *Drosophila* sprach, so meinten einige Autoren das Allel für weiße Augen, andere dagegen den Genort, an dem die Mutation zu weißen Augen stattgefunden hatte, d. h. den Locus aller Allele für weiße Augen.

Der Weg von der Prägung des Wortes „Gen“ für die unsichtbare, submikroskopische Einheit der Vererbung bis zu einem vollen Verständnis der Natur dieses Gens war lang und gewunden. Zahlreiche Genetiker, darunter an erster Stelle H.J. Muller, widmeten praktisch ihre ganze wissenschaftliche Laufbahn dieser Aufgabe. Am Ende stellte sich heraus (in den fünfziger Jahren dieses Jahrhunderts), wie wir sehen werden, daß derjenige Teil des Makromoleküls, der als Gen funktioniert, in der Tat die strukturelle Komplexität und Spezifität besitzt, die Johannsen abgelehnt hatte. Wie man dem Geheimnis des Gens auf die Spur kommen sollte, war zuerst eine sehr rätselhafte Frage. Morgan und seine Mitarbeiter entschieden sehr zu recht, daß das Studium veränderter Gene, d. h. das Studium von „Mutationen“, den ersten Schritt zur Lösung dieses Problems darstellen könne.

Der Ursprung neuer Variation (Mutation)

Mit der Wiederentdeckung des Mendelschen Gesetzes der Spaltung wurde die Frage des Ursprungs der genetischen Variation akut. Die Existenz von Allelen verlangte nach einer Erklärung. Darwin hatte ein kontinuierliches Auffüllen der Variation postuliert, damit immer eine reiche Fülle für eine natürliche Auslese verfügbar sei. Doch war er nicht imstande zu erklären, wo sie herkommt. Nun war es an der Zeit, Darwins Rätsel zu lösen, aber zunächst machten die Mendelisten dabei wenig Fortschritte. In der Tat hatten sie enorme Hindernisse zu überwinden.

Die Hauptschwierigkeit war, daß die meisten Erforscher der Variation immer noch zwischen zweierlei Variation unterschieden. Darwin zum Beispiel erkannte „viele kleinere Unterschiede, die als individuelle Unterschiede bezeichnet werden können“ (*Origin*, S.45), was man später individuelle, kontinuierliche oder fluktuierende Variation nannte. Der Glaube an die Bedeutung dieser Variation war einer der Grundpfeiler seiner Evolutionstheorie. Doch Darwin gab auch zu, daß „einige Variationen ... wahrscheinlich plötzlich, oder in einem Schritt, entstanden sind“ (S.30); dabei erwähnte er als Beispiele sogenannte „sports“, wie den *turnspit*-Hund und das Ancon-Schaf. Bateson nannte das diskontinuierliche Variation. Die Überzeugung, es gäbe zwei Arten von Variation, hat eine lange Geschichte, die eng mit Platos Begriff des *eidos* (Essenz) zu tun hat. Eine Essenz kann zufällige Variationen von geringfügigem Spielraum durchmachen, jegliche größere Abweichung aber ist nur durch das plötzliche Entstehen einer neuen Essenz, d. h. eines neuen Typus, möglich. Man meinte, daß diese zwei Arten von Variation gänzlich verschiedene Ursachen hätten und in der Evolution sehr verschiedene Rollen spielten. Dies war der Kernpunkt der Diskussion insbesondere in der Auseinandersetzung zwischen den Biometrikern und den Mendelisten (siehe Kapitel 12), eigentlich aber bereits seit der Zeit von Lamarck und bis zur Synthese der Evolution in den vierziger Jahren dieses Jahrhunderts. De Vries' Schrift über Variation (1909) läßt erkennen, wie tiefreichend die Verwirrung war (siehe auch Mayr und Provine, 1980).

Individuelle oder kontinuierliche Variation

Geht man davon aus, daß es indirekte Vererbung gibt, so hat man keine Schwierigkeit, die individuelle Variation zu erklären. Jede beliebige Veränderung der inneren Bedingungen oder der Umwelteinflüsse (wie Ernährung und Klima) könnte jedes Merkmal eines Individuums beeinflussen und verändern. Darwin erklärte dies folgendermaßen: „In den Fällen, in denen die Organisation des Körpers durch veränderte Bedingungen, die stärkere Benutzung oder den Nichtgebrauch von Teilen oder sogar durch irgendeine andere Ursache modifiziert worden ist, werden die von den modifizierten Einheiten des Körpers ausgesandten Gemmulae selbst verändert werden, und nachdem sie sich genügend multipliziert haben, zu neuen und veränderten Strukturen entwickelt werden“ (1868, II, S.397). Andere Vertreter der indirekten Vererbung übernahmen ähnliche Erklärungen. Alte Merkmale würden in neue Merkmale übergehen, der Unterschied zwischen ihnen wäre jedoch gering und würde sich als kontinuierliche Variation manifestieren. Sollte durch einen unbekannten Vorgang irgendeine neue genetische Variation entstehen, so würde sie gleichfalls der indirekten Vererbung unterliegen und in die bereits vorher bestehende Variation übergehen. Die Essenz, so akzeptierte man, besaß die

Fähigkeit, kontinuierliche individuelle Variation entstehen zu lassen. Es bestand kein größeres Erklärungsproblem. Der Gedanke, daß die Umgebung die genetische Variabilität beeinflussen könnte, wurde von Tier- und Pflanzenzüchtern allgemein vertreten (Prichard, 1813; Roberts, 1929).

Die Situation änderte sich grundlegend, als Weismann 1883 die Existenz der indirekten Vererbung ablehnte. Wenn „die Lebensbedingungen“ keine neuen Variationen erzeugen und noch nicht einmal die Variabilität steigern können, was kann dann die Ursache der individuellen Variation sein? Weder Weismann noch de Vries besaßen damals eine gut fundierte Theorie dafür, und die Aufmerksamkeit der frühen Mendelisten war so stark auf die diskontinuierliche Variation konzentriert, daß sie den Problemen der individuellen Variation wenig oder gar keine Aufmerksamkeit schenkten. Wie sich die diskontinuierlichen Mendelschen Faktoren mit kontinuierlicher Variation in Einklang bringen ließen, war für sie ein gewaltiges Rätsel.

Daß sich die Lösung dieses Problems verzögerte, lag nicht nur daran, daß es an der richtigen Art von Information fehlte, es lag auch daran, daß man stillschweigend von einer Reihe falscher Vorstellungen ausging. Dazu gehörten, außer der Überzeugung, es gäbe zwei Sorten von Variation, vor allem das Akzeptieren der indirekten Vererbung (trotz Weismann), der Mischvererbung (trotz des Mendelismus), des typologischen Denkens und eine Verwechslung von Genotyp und Phänotyp. Das Problem der Genetik kontinuierlicher Variation und des Ursprungs ihrer neuen Komponenten konnte angesichts all dieser Schwierigkeiten und falschen Vorstellungen noch gar nicht angegangen werden. Die Lösung kam durch die Hintertür, und zwar auf dem Weg über das Studium der diskontinuierlichen Variation (obgleich man annahm, sie habe mit der kontinuierlichen Variation nichts zu tun).

Diskontinuierliche Variation

Bereits im Altertum war bekannt gewesen, daß gelegentlich ein Individuum entstehen kann, das weit aus der Variationsnorm der Population herausfällt, zu der es gehört. Dies war an wilden Tieren beobachtet worden, an Haustieren und Kulturpflanzen und sogar beim Menschen. Jede Variante, die über die normale Variationsbreite einer Population hinausging, war ein Fall diskontinuierlicher Variation. Fasziniert beschrieb die volkstümliche Literatur Albinos, Individuen mit sechs Fingern oder jede Art von Mißgeburt. Im 15. und 16. Jahrhundert, als man der Natur eine enorme „Erzeugungs“fähigkeit zuschrieb, eine gewaltige Kapazität, neue Dinge entstehen zu lassen, wurde mit liebevoller Sorgfalt über jede Art von Monster berichtet, die in der Mehrzahl Tiere mit Geburtschäden waren (wie zweiköpfige Kälber) oder aber mythische Kreaturen, wie Schimären, die aus einer Kombination menschlicher und tierischer Körperteile bestanden [10].

1590 entdeckte der Apotheker Sprenger in seinem Kräutergarten in Heidelberg ein Schöllkraut (*Chelidonium majus*) mit einer völlig abweichenden Blattform. Es gelang ihm, diese Pflanze zu züchten, und ihre Samen weithin zu verbreiten. Schließlich konnte man Exemplare dieser Pflanze in allen größeren Herbarien Europas finden; Beschreibungen von ihr stehen in den meisten Pflanzenbüchern des 17. Jahrhunderts. Die neue Variation wurde allgemein als eine neue *Chelidonium*-Art behandelt. Dreihundertundzehn Jahre später war eine ähnliche aberrante Pflanze (in der Gattung *Oenothera*) der Anlaß für de Vries, eine wichtige neue Evolutionstheorie vorzuschlagen.

Unter Kulturpflanzen traten recht regelmäßig auffallend abweichende Varianten auf; in der Tat waren aus ihnen viele der bekanntesten Gartenvarietäten entstanden (insbesondere, wenn die Variation Farbe oder Gestalt der Blüte betraf). Man fand auffallende Abweichungen auch bei Haustieren, etwa hornlose Individuen unter dem Rindvieh oder Schafe mit sehr kurzen Beinen, eine Weile ein recht beliebter Stamm (Ancon), da diese Schafe nicht über Zäune und Mauern springen konnten. In allen diesen Fällen gelang es den Züchtern, durch Rückkreuzen zu den Eltern und anschließender Inzucht reine Linien zu erzeugen; was sie berichten, würden wir heute als strikt Mendelsche Vererbung bezeichnen. Im Gegensatz zu Kölreuters Befunden mit Arthybriden, gab es keine „Mischung“, keine allmähliche Rückkehr zum Elterntyp. Sonderbarerweise wurde diese Tatsache von Jenkin und Darwin in ihrem berühmten Streit über Mischvererbung völlig übersehen (siehe Kapitel 11).

Bei weitem der am meisten gefeierte Fall einer aberranten Variante ist derjenige der sogenannten *Peloria*. Im Jahre 1741 brachte ein Student in Uppsala Linnaeus ein Exemplar einer Pflanze, die auf den ersten Blick ein gewöhnliches wildes Löwenmaul (*Linaria*) zu sein schien, mit dem sie in Wachstumsform, eigentümlichem Geruch, charakteristischer Blütenfarbe, Kelch, Frucht und Pollen identisch zu sein schien. Doch während die gemeine *Linaria* die typische asymmetrische Blüte eines Löwenmauls hat, besaß *Peloria* eine radial symmetrische Blüte mit fünf Spornen. Linnaeus kam zu dem Schluß, daß „diese neue Pflanze sich mit ihrem eigenen Samen fortpflanzt und daher eine neue Art ist, die es zu Anbeginn der Welt nicht gab“. Mehr noch: nach Linnaeus' Methode war *Peloria* nicht bloß eine neue Art oder Gattung, sondern eine völlig verschiedene Blumen-Klasse. Dies erschütterte nicht nur Linnaeus' Auffassung von der Konstanz der Arten, es schien sogar auch seine Axiome der Klassifikation zu widerlegen (Larson, 1971, S. 99–104). Zuerst meinte Linnaeus, er habe es mit Bastardierung zu tun, aber er mußte diesen Gedanken bald aufgeben. Schließlich wurde nachgewiesen, daß *Peloria* nicht ganz so konstant war, wie es zuerst ausgesehen hatte, und Linnaeus entschloß sich schließlich, diese ärgerliche „Art“ zu vergessen; in seinem *Species Plantarum* (1755) erwähnte er sie nicht einmal.

In den hundert Jahren seit Linnaeus war man immer häufiger auf solche aberranten Individuen oder neuen Varietäten gestoßen, aber sie vermittelten keine neuen Einsichten. Allerdings machte sich während dieses Zeitraums eine sehr leise Verschiebung in der Betonung bemerkbar. Bei Linnaeus und seinen Zeitgenossen wurden solche Varianten strikt im Zusammenhang mit dem Artkonzept diskutiert. Als aber allmählich das Evolutionsdenken entstand und sich ausbreitete, erhielten Varietäten und der Modus ihrer Entstehung eine neue Bedeutung. Ungers Interesse an diesem Problem regte, wie wir gesehen haben, Mendel zu seinen Experimenten an. Nach der Veröffentlichung von *Origin of Species* betrachtete man Varianten immer häufiger im Zusammenhang mit der Evolution.

Das plötzliche Auftreten scheinbar neuer Arten war für die Fundamentalisten, die an nur einen einzigen Schöpfungsakt glaubten, nichts als ein Ärgernis. Für diejenigen dagegen, die sich des fortwährenden Aussterbens im Laufe der geologischen Zeit bewußt waren und die neue Schöpfungsakte postulieren mußten, um die Lücken zu füllen, war es eine beruhigende Beobachtung. Sogar noch willkommener war es in der post-Darwinischen Periode denjenigen Evolutionisten, die im Grunde Essentialisten waren und sich daher die Artbildung nur als einen Prozeß plötzlicher neuer Entstehungen vorstellen konnten (siehe Kapitel 12).

Der starke Nachdruck, den Darwin auf den allmählichen Charakter der Evolution legte, d. h. auf die evolutionäre Bedeutung der kontinuierlichen Variation, überzeugte keineswegs alle seine Zeitgenossen. Huxley, Kölliker, Galton und andere zogen einen saltationistischen Ursprung neuer Arten und Typen durch diskontinuierliche Variation vor. Kein anderer jedoch war stärker von der Bedeutung der diskontinuierlichen Variation überzeugt als Bateson (1894), der eine enorme Menge an Material sammelte (siehe Kapitel 12), um dies zu beweisen.

De Vries und die Mutation

Erst nach der Wiederentdeckung der Mendelschen Gesetze reiften diese Ansichten über diskontinuierliche Variation zu einer wichtigen Evolutionstheorie heran, der *Mutations-theorie* von de Vries (1901; 1903; zu der Rolle dieser Theorie in der Evolutionsbiologie, siehe Kapitel 12). Bei den Versuchen, die der Entwicklung seiner Vererbungstheorie vorausgingen, kreuzte de Vries nicht nur Varietäten von Kulturpflanzen, sondern studierte auch die Variation in natürlichen Populationen. Im Jahre 1886 stieß er in einer großen Population von Nachtkerzen (*Oenothera lamarckiana*), die auf einem verlassenen Kartoffelfeld in Holland wuchs, auf zwei Pflanzen, die er für hinreichend verschieden von allen anderen Pflanzen hielt, um sie als neu entstandene Art zu behandeln. Als er sie in seinen Versuchsgärten miteinander kreuzte, blieben sie absolut konstant. Aus einzelnen *Oe. lamarckiana*-Pflanzen, die de Vries von dem alten Feld in seine Gärten verpflanzt hatte, entstanden zusätzliche neue Typen. Mit der Zeit fand er neben vielen nur geringfügig abweichenden Varianten mehr als zwanzig Individuen, die er für neue Arten hielt und die, bei Selbstbefruchtung, tatsächlich konstant waren.

Für den Vorgang, durch den diese neuen „Arten“ entstanden wären, führte de Vries das Wort *Mutation* ein. Angesichts der großen Bedeutung dieses Ausdruckes in der Vererbungslehre mag es nützlich sein, ein paar Worte über ihn zu sagen. Der Ausdruck war bereits seit langem, mindestens schon seit der Mitte des 17. Jahrhunderts, für jede drastische Formveränderung benutzt worden (Mayr, 1963, S. 168). Von Anfang an wurde er sowohl für die diskontinuierliche Variation als auch für die Veränderungen an Fossilien verwandt. 1867 wurde der Terminus von Waagen formal in der Paläontologie für die Bezeichnung der kleinsten unterscheidbaren Veränderungen in einer genetischen Stammeslinie vorgeschlagen. De Vries kannte diese Anwendung sehr wohl, denn er nimmt (1901, S. 37) speziell auf Waagen Bezug. Wie so viele andere Worte (etwa „Adaptation“), ist das Wort „Mutation“ sowohl für den Vorgang als auch für das Ergebnis des Vorganges benutzt worden. Aber die Doppeldeutigkeit reicht sogar noch weiter. Gelegentlich wurde das Wort zur Bezeichnung einer Veränderung im Genotyp, gelegentlich auch im Phänotyp, benutzt. Um die Dinge noch komplizierter zu machen, war die Mutation für de Vries ein Evolutionsphänomen, während sie in der späteren Geschichte der Genetik immer mehr zu einem ausschließlich genetischen Phänomen wurde. Dieses völlige Durcheinander im Zusammenhang mit dem Konzept Mutation muß verstanden werden, bevor es möglich ist, die Gründe für die langwierige Kontroverse über die evolutive Rolle der Mutationen zu begreifen.

Zwar führte de Vries das Wort „Mutation“ für die plötzliche Erzeugung neuer Arten ein, doch hatte er natürlich keine Vorstellung von der körperlichen Natur dieser Veränderung, und in der Praxis verwandte er es zur Bezeichnung einer plötzlichen Verände-

rung des Phänotyps. Dies ist von späteren *Oenothera*-Spezialisten zweifelsfrei nachgewiesen worden, die zeigen konnten, daß fast alle von de Vries' sogenannten Mutationen Manifestationen von Chromosomenumstrukturierungen (einschließlich Polyploidie) waren und nur sehr wenige von ihnen Genmutationen im heute akzeptierten Sinne (siehe unten).

Jahrzehnte genetischer Forschung waren nötig, um den Ausdruck Mutation von dem Handicap zu befreien, das die anfängliche Mehrdeutigkeit verursachte und – für de Vries – auf der Behauptung beruhte, Mutationen seien Prozesse zur Erzeugung neuer Arten. De Vries beschränkte den Terminus deutlich auf Einheiten diskontinuierlicher Variation: „Diese ... Mutationen ... bilden eine besondere Abtheilung in der Lehre von der Variabilität. Sie geschehen ohne Uebergänge, und sind selten, während die gewöhnlichen Variationen continuirlich und stets vorhanden sind ... Der Gegensatz zwischen den beiden namhaft gemachten Hauptabtheilungen der Variabilität im engeren Sinne und der Mutabilität, leuchtet sofort ein, wenn man annimmt, daß die Eigenschaften der Organismen aus bestimmten, von einander scharf unterschiedenen Einheiten aufgebaut sind. Das Auftreten einer neuen Einheit bedeutet eine Mutation; die neue Einheit selbst ist aber in ihren Aeüßerungen nach denselben Gesetzen variabel, wie die übrigen bereits vorher vorhandenen Elemente der Art“ (1901, S. iv–v).

Ogleich de Vries bei der evolutionären Auslegung seiner Mutationen unrecht hatte, gebührt ihm dennoch das Verdienst, mehr als jeder andere vor ihm die tatsächlichen Ursprünge neuer genetischer Merkmale betont zu haben. Mendel und andere Vererbungsforscher hatten sich stets mit der Weitergabe bereits bestehender Faktoren und Charaktere befaßt. De Vries zwang seine Zeitgenossen, ihre Aufmerksamkeit dem Problem des Ursprungs genetischer Neuerungen zuzuwenden. Wie sehr sich auch die Bedeutung des Wortes „Mutation“ seit 1901 verändert haben mag, sie ist seitdem ein wichtiges Problem der Genetik geblieben.

De Vries beschreibt, wie fleißig er nach der idealen Pflanze gesucht hatte, die deutlich plötzliche Artbildung durch Mutation zeigen würde. Er untersuchte mehr als hundert Arten, mußte aber alle bis auf eine wieder als unbrauchbar aufgeben, da ihre Variation nicht seinen Erwartungen entsprach. Er betonte, welche Ausnahme *Oenothera* war, doch erkannte er allem Anschein nach niemals, wie gefährlich es war, eine grundlegend neue Theorie auf Phänomene zu gründen, die er an einer einzigen außergewöhnlichen Art beobachtet hatte.

Oenothera besitzt, wie inzwischen durch die brillanten Forschungen von Renner, Cleland, S. Emerson und anderen Genetikern bewiesen worden ist (Cleland, 1972), ein außergewöhnliches System permanent heterozygot balancierter Translokationschromosomen (da die Homozygoten letal sind). Was de Vries als Mutationen beschrieben hatte, waren tatsächlich Spaltungsprodukte solcher Chromosomenringe. Abgesehen von ein paar seltenen, ähnlich balancierten Systemen, findet sich bei anderen Pflanzen- oder Tierarten nichts, was dem gleichen würde. De Vries' Mutationen waren weder ein Ursprung normaler Variation, noch der normale Vorgang der Artbildung. Sein Ausdruck „Mutation“ wurde jedoch in der Genetik beibehalten, da er von T. H. Morgan sozusagen gerettet wurde, der ihn allerdings auf ein völlig anderes genetisches Phänomen übertrug.

Das Entstehen der modernen Genetik

Das Jahr 1910 ist in der Geschichte der Genetik beinahe ebenso berühmt wie das Jahr 1900; es war das Jahr von Morgans erster *Drosophila*-Publikation. Das Jahrzehnt nach der Wiederentdeckung von Mendel war von Bateson beherrscht gewesen. Nicht nur hatten er und seine Mitarbeiter die Mendelschen Gesetze reichlich bestätigt, sie hatten auch eine Reihe scheinbarer Ausnahmen gefunden und erklärt, und Bateson hatte wichtige terminologische Beiträge zu dem Gebiet geleistet. Außerdem bewies Boveri in diesem Jahrzehnt die Kontinuität und Individualität der Chromosomen, und zwar zur Zufriedenheit der meisten Forscher.

Unter denen, die von der Sutton-Boveri Chromosomentheorie (siehe unten) allerdings durchaus nicht überzeugt waren, war der Embryologe T. H. Morgan, E. B. Wilsons Kollege an der Columbia-Universität in New York [11]. Obgleich sich Wilson und Morgan persönlich außerordentlich schätzten und enge freundschaftliche Beziehungen unterhielten, waren sie zu jener Zeit gründlich gegensätzlicher Meinung in bezug auf die Interpretation des Zusammenhanges von Chromosomen und Vererbung. 1908 begann Morgan mit genetischen Versuchen, zunächst an Ratten und Mäusen. Seine vielleicht schicksalhafteste Entscheidung war es, die Arbeit mit Organismen aufzugeben, bei denen (wie bei den Säugetieren) die Generationen lang sind, die Haltung teuer und die Anfälligkeit gegenüber Krankheiten groß ist. Zwei andere amerikanische Genetiker, W. E. Castle und Frank Lutz, hatten bereits Jahre zuvor mit der Fruchtfliege *Drosophila melanogaster* zu arbeiten begonnen, die alle zwei bis drei Wochen eine neue Generation erzeugt, in Milchflaschen gehalten werden kann und praktisch immun gegen Krankheiten ist [12]. Ein weiteres wichtiges Attribut von *D. melanogaster* ist, daß sie, verglichen mit den ± 24 Chromosomenpaaren der meisten Säugetiere, lediglich 4 Chromosomenpaare besitzt, und dadurch für das Studium des Crossing over, wie es für die endgültige Erhärtung der Chromosomentheorie nötig war, besonders geeignet war.

Die Chromosomen und die Mendelsche Vererbung

In der zweiten Hälfte der neunziger Jahre des 19. Jahrhunderts setzte eine Reaktion gegen die übermäßige Spekulation der Weismannschen Jahre ein. Diesem neuen nüchternen Zeitgeist entsprechend, waren die ersten Darstellungen der Mendelschen Gesetze durch de Vries, Correns und Bateson recht deskriptiv, betonten Zahlenverhältnisse und Spaltungsdaten. Fast unverzüglich jedoch erkannten einige wenige Vererbungsforscher, vor allem jene mit zytologischer Ausbildung, daß es nötig war, die Mendelschen Phänomene zu erklären oder, genauer, daß man die stoffliche Basis der Mendelschen Spaltung finden mußte. Für diese Forscher lag es auf der Hand, daß zwischen Chromosomen und Vererbung ein Zusammenhang bestehen mußte, ein Zusammenhang, der keineswegs für alle akzeptabel war [13]. Um diesen Widerstand zu verstehen, ist es erforderlich, noch einmal darauf hinzuweisen, daß die neue Wissenschaft der Genetik aus der Entwicklungsbiologie entstanden war. Der ursprüngliche Vorstellungsrahmen von Weismann, Bateson und Morgan war der der Embryologie. Wenn auch der Kampf zwischen Präformation und Epigenese, wie es schien, bereits hundert Jahre zuvor mit dem entscheidenden Sieg der Vertreter der Epigenese geendet hatte, waren die Embryologen immer noch überempfindlich gegen alles, was nach präformationistischem Denken klang. Man

braucht nur einige von Morgans frühen (1903) Abhandlungen über den Mendelismus oder Johannsens Schriften über das Gen zu lesen, um zu spüren, wie groß ihr Abscheu gegenüber einer Korpuskel- (und damit in ihren Augen präformistischen) Theorie der Mendelschen Vererbung war.

Die Autoren, die ihre Vererbungstheorien auf physikalische Theorien gründeten, etwa Bateson mit seiner Theorie dynamischer Wirbel (Coleman, 1970), sahen in dem Genotyp eine holistische, epigenetische Einheit, die mit einer Korpuskulartheorie völlig unvereinbar zu sein schien. Solche „dynamischen“ Theorien wurden von bestimmten Genetikern noch lange nach der Begründung der Mendelschen Genetik vertreten. R. Goldschmidt beispielsweise glaubte noch in den fünfziger Jahren dieses Jahrhunderts an genetische Kraft„felder“ und an die Möglichkeit großer Mutationen des gesamten Genotyps, ein weiteres völlig holistisches Konzept. Auch Johannsens Einwand gegen die Definition des Gens „als morphologische Struktur“ scheint einen ähnlichen Hintergrund gehabt zu haben.

Ihre Gegner optierten für eine morphologisch-korpuskuläre Theorie der Vererbung, waren aber durchaus unsicher, wie das genetische Material in den Chromosomen organisiert war. Ein großer Teil des faktischen Wissens, auf dem eine Chromosomentheorie der Vererbung aufbauen mußte, stand um die neunziger Jahre des 19. Jahrhunderts bereits zur Verfügung, führte aber nicht zur Aufstellung einer brauchbaren Theorie. Die Gründe dafür waren mannigfaltig:

1. die Abneigung gegen eine Theorie, die als präformistisch abgestempelt werden könnte,
2. das Versäumnis, die Vererbungsphänomene unter dem Gesichtspunkt individueller Faktoren zu analysieren,
3. in der Zeitspanne 1885–1900 eine sonderbare Betonung der rein mechanischen Aspekte der Zellteilung und
4. das überwiegende Interesse (insbesondere von Boveri) an reinen Entwicklungsphänomenen.

Die Transmissionsgenetik befaßt sich mit Populationsphänomenen, die für die Methode der funktionalen Analyse, wie sie in der Zytologie praktiziert wird, völlig unzugänglich sind.

Die Entwicklungen nach 1900 wurden durch ein glückliches Zusammentreffen beeinflusst. Der junge amerikanische Embryologe E. B. Wilson hatte im Verlauf mehrerer Europaaufenthalte, insbesondere unter dem Einfluß seines Freundes Boveri, ein enthusiastisches Interesse an der Zellbiologie entwickelt. Obgleich er selbst zu jener Zeit lediglich recht spezialisierte Originalstudien in der Zytologie (über Zell-Linien) vorgenommen hatte, verfaßte er eine brillante Synthese des seinerzeitigen Verständnisses der Zelle und insbesondere der Chromosomen (1896; 2. Aufl. 1900). Dieses Werk trug mehr als alles andere dazu bei, die nachfolgende Synthese der Zytologie und des Mendelismus herbeizuführen. In einer Reihe von acht klassischen Studien (1905–1912) brachte er das Verständnis der Chromosomen einen großen Schritt weiter; er war der Lehrer und Inspirator aller Mitarbeiter T. H. Morgans und übte, als Kollege und Freund, einen großen Einfluß auch auf Morgan selbst aus. Es ist durchaus gerechtfertigt, Wilson als einen der Väter der neuen Wissenschaft der Genetik anzusehen [14].

Im letzten Jahrzehnt des 19. Jahrhunderts hatten einige Autoren bereits ihre Überzeugung zum Ausdruck gebracht, daß das Chromatin oder Nuklein der Chromosomen das genetische Material sei, doch reichte diese Meinung für eine maßgebliche Ver-

erbungstheorie nicht aus. So blieb es dem Jahrzehnt nach 1900 überlassen, Stück für Stück den Zusammenhang zwischen Mendelismus und Zytologie zu begründen. Spekulation und Hypothesen mußten durch zuverlässige Beweise und hieb- und stichfeste Befunde ersetzt werden.

Es ist schwierig, die einzelnen Schritte zu beschreiben, mit denen dieses Beweismaterial zusammengetragen wurde, da die Geschichte der Chromosomentheorie unmerklich in die Geschichte der Gentheorie übergeht. Nur wenn wir an einigen Stellen willkürlich einen Schnitt durch den kontinuierlichen Ablauf dieser Geschichte führen, ist es möglich, die Entwicklung dieser beiden Theorien getrennt darzustellen. Im übrigen werden die beiden Themen hier nicht nur aus didaktischen, sondern auch aus geistesgeschichtlichen Gründen getrennt behandelt: Es wäre schwierig, wenn nicht gar unmöglich gewesen, eine gültige Gentheorie aufzustellen, wenn nicht zuvor die Chromosomentheorie dagewesen wäre [15].

Die Wiederentdeckung der Mendelschen Gesetze im Jahre 1900 führte zu einer drastischen Veränderung der Situation. Nicht nur produzierte die fast fieberhafte Aktivität, die durch die Wiederentdeckung ausgelöst worden war, zahlreiche neue Fakten, auch die zytologischen Entdeckungen der letzten beiden Jahrzehnte des 19. Jahrhunderts gewannen plötzlich neue Bedeutung. Montgomery (1901), Correns (1902), Sutton (1902), Wilson (1902) und Boveri (1902; 1904) kamen mehr oder weniger unabhängig voneinander auf den Gedanken, daß die Mendelschen Gesetze eine logische Konsequenz der chromosomalen Organisation des genetischen Materials seien. Insbesondere Sutton und Boveri legten eine ausführliche Begründung ihrer Schlüsse vor. Das bewußte Kombinieren zytologischen Beweismaterials und genetischer Argumentation durch diese Autoren führte zur Entstehung einer neuen biologischen Disziplin, der Zytogenetik, in der Wilson und seine Schüler die Führung übernahmen. Es ist in diesem Zusammenhange wichtig, nicht zu vergessen, daß Sturtevant, Bridges und Muller Wilsons Schüler gewesen waren, bevor sie sich Morgans Forschungsteam anschlossen.

Die Sutton-Boveri Chromosomentheorie

Der für die Geschichte der Genetik wichtigste Fortschritt in der Zytologie war in der Zeit vor und nach 1900 die Demonstration der Individualität und Kontinuität der Chromosomen. Die Chromosomen sind zwischen den Zellteilungen unsichtbar; der verbleibende Zellkern zeigt lediglich leicht färbbare Körnchen oder ein Netzwerk feiner Fäden. Die mikroskopische Beobachtung schien die These zu stützen, daß sich die Chromosomen am Ende der Mitose völlig auflösen und zu Beginn des neuen mitotischen Zyklus neugebildet werden. Dies erklärt, warum erfahrene Zytologen wie Oskar Hertwig und R. Fick (1905; 1907) bis weit in die Mendelistische Epoche hinein immer noch an dieser These festhielten. Tatsächlich beruhte die entgegengesetzte Hypothese, jedes Chromosom behalte während der Ruhepause des Zellkerns seine Individualität und Identität bei, lediglich auf Indizien; sie ließ sich nicht unmittelbar beobachten. Rabl (1885) war der erste, der die Hypothese der Individualität und Kontinuität jedes Chromosoms postulierte. Er behauptete, die Chromatinfäden, in die ein individuelles Chromosom sich auflöst, wenn der Zellkern in die Ruhephase eintritt, konsolidierten sich zu Beginn des nächsten mitotischen Zyklus erneut zu demselben Chromosom. Dies war ausschließlich eine Annahme, und zwar auf der Grundlage recht spärlicher Daten, vor allem über sta-

bile Chromosomenzahlen. Sowohl van Beneden (siehe Kapitel 15) als auch Boveri beanspruchten später die Priorität für dieselbe Schlußfolgerung. Es besteht kein Zweifel daran, daß Boveri, mehr als jeder andere, den entscheidenden Beweis für die Theorie der Chromosomenindividualität erbrachte [16]. Bereits 1891 stellte er fest: „Wir können jedes aus einem ruhenden Zellkern entstehende chromatische Element [Chromosom] mit einem definitiven Element identifizieren, das in die Bildung jenes Kerns einging.“ Aus dieser bemerkenswerten Schlußfolgerung ergibt sich, daß „in allen Zellen, die durch normale Teilung aus dem befruchteten Ei entstanden sind, eine Hälfte der Chromosomen rein väterlichen Ursprungs, die andere Hälfte mütterlichen Ursprungs sind“ (1891, S. 410).

Die Kontinuität eines Chromosoms während der Ruhephase des Zellkerns wie auch die Individualität jedes dieser Chromosomen erscheinen uns heute wie lediglich zwei Seiten derselben Medaille. In den neunziger Jahren des 19. Jahrhunderts war dies nicht so. Weismann und andere hatten vorgeschlagen, jedes einzelne Chromosom enthalte alle Erbeigenschaften einer Art, d. h. er leugnete die Individualität des Chromosoms im Mendelschen Sinne. Wenn jedoch ein Chromosom lediglich einen Teil des genetischen Bestandes eines Individuums enthält, dann muß jedes Chromosom von den anderen verschieden sein, d. h. es muß Individualität besitzen. Mit anderen Worten: wenn jedes Chromosom von den anderen verschieden ist, dann wird es notwendig, sowohl Kontinuität als auch Individualität zu beweisen.

Der Nachweis der Kontinuität wurde erbracht, als Montgomery (1901) und Sutton (1902) demonstrierten, daß einige Chromosomen während der Mitose und Meiose individuell erkennbar sind, und daß Chromosomen mit denselben Merkmalen bei jeder Zellteilung immer wieder auftreten. Mehr als das, sie zeigten, daß sich während der frühen Prophase immer zwei ähnliche Chromosomen paarweise aneinanderlagern (Synapse), sich jedoch während der Reduktionsteilung wieder trennen (siehe unten). Daraus ergab sich der Schluß, daß der Chromosomensatz einer Art aus Paaren homologer Chromosomen besteht, von denen eins aus der weiblichen Gamete (der Eizelle) und das andere aus der männlichen Gamete (dem Spermatozoon) stammt, was van Beneden bereits im Jahre 1883 beobachtet hatte. Offensichtlich behalten diese Chromosomen ihre Identität von der Zeit der Befruchtung (der Bildung der Zygote) über unzählige Zellteilungen hinweg bis zur Reduktionsteilung bei, die der Bildung der neuen Gameten vorangeht. Sutton beendete seinen Aufsatz mit der bemerkenswerten Schlußfolgerung, „die paarweise Assoziation von väterlichen und mütterlichen Chromosomen und ihre anschließende Trennung während der Reduktionsteilung ... könnte die physische Grundlage des Mendelschen Vererbungsgesetzes sein“ (1902). Im darauffolgenden Jahr entwickelte er diesen Gedanken weiter (1903; siehe auch McKusick, 1960).

Diese Beobachtungen schlossen die Möglichkeit nicht gänzlich aus, daß morphologisch unähnliche Chromosomen nichtsdestoweniger ähnliche genetische Eigenschaften hatten. Es war Boveri (1902; 1904), der dies durch ein sinnreiches Experiment ausschloß. Bei einer Seeigelart mit 36 Chromosomen gelang es ihm, durch geeignete Verfahren (multiple Befruchtung und so fort) Embryonen mit äußerst variablen Chromosomenzahlen in den ersten vier Tochterzellen zu erzeugen. Von allen diesen Embryonen entwickelten sich jedoch nur diejenigen normal, die in ihren Tochterzellen 36 Chromosomen hatten. Boveri zog daraus den Schluß, jedes Chromosom habe eine „unterschiedliche Qualität“, und es müsse die richtige Kombination aller dieser Chromosomen gegeben sein, damit eine normale Entwicklung stattfinden könne.

Nunmehr war deutlich erwiesen, daß die Chromosomen denselben Regeln gehorchen wie genetische Charaktere, d. h. sich aufspalten und unabhängig kombinieren. Sutton und Boveri postulierten implizite und explizite, daß die Gene auf den Chromosomen liegen und daß jedes Chromosom seinen speziellen Gensatz besitzt. Eindeutig lag hier – insbesondere in der Form, wie sie von Sutton (1903) und Boveri (1904) dargestellt wurde – eine gut abgerundete Chromosomentheorie der Vererbung vor, die von dem zytologischen Beweismaterial und der unabhängigen Kombination Mendelscher Merkmale abgeleitet war. Sie schien alle Fakten der Mendelschen Vererbung erklären zu können [17].

Kurioserweise wurde die Bedeutung und universelle Anwendbarkeit der *Sutton-Boveri Chromosomentheorie der Vererbung* (so benannt von Suttons Professor, Wilson, im Jahre 1925) zunächst keineswegs anerkannt. Nicht nur Bateson und Goldschmidt lehnten sie ab, auch andere hochqualifizierte Biologen (etwa E. S. Russell) sprachen sich sogar noch 1930 gegen sie aus. Zum Teil war dies durch die Tatsache bedingt, daß man durch auf Beobachtung beruhenden Schlüssen zu der Theorie gelangt war. T. H. Morgan zum Beispiel versicherte, er könne keine Folgerungen akzeptieren, die „nicht auf Experimenten beruhten“, und eine ähnliche Stellungnahme kam auch von Johannsen. In Wirklichkeit jedoch stützte sich ein großer Teil der Sutton-Boveri Theorie auf Experimente – was darauf hindeutet, daß es tiefere Gründe für Morgans Widerstand gab.

Das Beweismaterial für die Kontinuität der Chromosomen während der Ruhephase war um 1910 recht erheblich; der Nachweis ihrer Individualität beruhte hauptsächlich auf Boveris Experiment. Zunächst gab es keine definitiven Beweise, die ein spezifisches Merkmal mit einem bestimmten Chromosom in Verbindung brachten. Als erstes Merkmal erbrachte die Geschlechtsbestimmung einen solchen Beweis. Mit der Zeit kam der vollständige Beweis von der Kartierung der Gene.

Geschlechtsbestimmung

Wenigstens seit den Tagen des antiken Griechenland ist die Frage, wodurch das Geschlecht eines Kindes bestimmt wird, Gegenstand vieler Spekulationen gewesen [18]. Wir wissen heute, daß alle frühen Theorien falsch waren (Einzelheiten hierzu finden sich in Lesky, 1950, und Stubbe, 1965). Unter den Erklärungen waren z. B. Lage (oder Implantation) des Embryos in der linken oder rechten Uterushälfte, Menge des aus dem linken oder rechten Hoden stammenden Sperma, Samenmenge, relative „Wärme“ der männlichen oder weiblichen Flüssigkeiten und so weiter. Allen diesen Theorien gemeinsam war, und das ist der springende Punkt, daß das Geschlecht nicht genetisch bestimmt, sondern ausschließlich durch zufällig mit dem Akt der Befruchtung zusammenfallende Umweltfaktoren verursacht worden war. Sogar noch nach der Entdeckung der genetischen Basis des Geschlechts (nach 1900) verfochten einige führende Embryologen und Endokrinologen mehrere Jahrzehnte lang die Geschlechtsbestimmung durch die Umwelt. Tatsächlich gibt es, wie wir sehen werden, einige Organismen mit nicht-genetischer Geschlechtsbestimmung.

Es entging der Aufmerksamkeit der tieferdenkenden Mendelisten keineswegs, daß das 1 : 1 Geschlechtsverhältnis dasselbe war wie, um die Mendelsche Sprache zu benutzen, das Verhältnis, das sich aus der Kreuzung eines Heterozygoten (*Aa*) mit einem homozygoten Rezessiven (*aa*) ergab. Mendel selbst hatte bereits am 17. September 1870

Nägeli gegenüber auf diese Möglichkeit hingewiesen. Andere (Strasburger und Castle) brachten in den Jahren nach 1900 denselben Gedanken vor. Doch es war Correns, der als erster den experimentellen Nachweis erbrachte, indem er zeigte, daß die Hälfte des Pollens der diözischen Pflanze *Bryonia* männliche und die andere Hälfte weibliche Nachkommen erzeugt, während die Eier in bezug auf die Geschlechtsbestimmung identisch sind. In diesem Fall ist das Männchen heterozygot, oder um Wilsons (1910) Terminus zu benutzen, heterogametisch, wohingegen das Weibchen homogametisch ist. Mit der Zeit wurde nachgewiesen, daß bei Vögeln und Schmetterlingen die Weibchen heterogametisch sind, während bei den Säugetieren (einschließlich Mensch) und den Zweiflüglern (einschließlich *Drosophila*) das männliche Geschlecht heterogametisch ist. War es möglich, daß das Geschlecht mit einem spezifischen Chromosom verbunden war? Stück für Stück sammelte sich das Beweismaterial an, das diese Vermutung erhärten sollte.

Geschlechtschromosomen

Seit den Anfängen der Chromosomenstudien hatte man beobachtet, daß nicht alle Chromosomen ihrem Aussehen nach identisch sind [19]. 1891 beobachtete Henking während der Meiose des Insekts *Pyrrhocoris*, daß die Hälfte der Spermatozoen 11 Chromosomen erhielt, während die andere Hälfte nicht nur diese 11 Chromosomen erhielt, sondern darüber hinaus noch einen weiteren, stark färbbaren Körper. Unsicher, ob es ein Chromosom war oder nicht, bezeichnete Henking diesen Körper mit X. Verständlicherweise brachte er diesen X-Körper nicht mit der Geschlechtsbestimmung in Verbindung.

Im Laufe des darauffolgenden Jahrzehnts stieß man auf viele weitere Fälle solcher zusätzlicher Chromosomen, oder auf Fälle, in denen ein Chromosomenpaar auftrat, das sich in der Färbbarkeit, Größe oder durch andere Merkmale von dem restlichen Chromosomensatz unterschied. Da man beobachtete, daß gewöhnlich eine Hälfte der Spermatozoen das X (überzählige) Chromosom erhielt, die andere Hälfte aber nicht, argumentierte McClung (1901) folgendermaßen: „Wir wissen, daß die einzige Qualität, die die Angehörigen der Art in zwei Gruppen teilt, die des Geschlechts ist. Ich kam daher zu dem Schluß, daß das zusätzliche Chromosom das Element ist, welches bestimmt, daß die Keimzellen des Embryos ihre Entwicklung über die leicht modifizierte Eizelle hinaus in das hochspezialisierte Spermatozoon fortsetzen sollen“, d. h. daß diese etwas ungewöhnlichen Chromosomen Geschlechtschromosomen sind, die der Geschlechtsbestimmung dienen. Einige Einzelheiten von McClungs Schlüssen waren falsch. Wie die Geschlechtsbestimmung durch Geschlechtschromosomen erfolgt, wurde bald darauf von Nettie Stevens (1905; siehe Brush, 1978) und E. B. Wilson (1905) ausgearbeitet.

Es gibt viele Muster der Geschlechtsbestimmung, bei denen gelegentlich multiple Geschlechtschromosomen beteiligt sind und wobei entweder das Männchen oder in anderen Fällen das Weibchen das heterozygote Geschlecht ist. Alle diese Einzelheiten können in jedem Lehrbuch der Genetik oder der Zytologie nachgelesen werden (siehe Wilson, 1925; White, 1973). Wichtig ist: hier wurde der Nachweis erbracht, daß ein phänotypisches Merkmal, das der Geschlechtszugehörigkeit, mit einem bestimmten Chromosom assoziiert ist.

Dies war der erste schlüssige Beweis einer solchen Verbindung. Ein großer Teil der genetischen Forschung der darauffolgenden Jahre bestand darin, weitere Merkmale ent-

weder mit den Geschlechtschromosomen oder mit anderen Chromosomen, den Autosomen, zu assoziieren. T.H. Morgan übernahm die Führung dieser Forschung, die die Chromosomentheorie der Vererbung festigte. Die in seinem Laboratorium geleistete Arbeit erbrachte die Befunde, mit denen die Theorie der genetischen Gleichwertigkeit aller Chromosomen endgültig widerlegt wurde. Diese Theorie hatte sich, trotz der Entdeckung von Arten von Chromosomen mit höchst ungleicher Größe, bis nach 1900 großer Beliebtheit erfreut. Der Einfluß, den diese (für uns) so unwahrscheinliche Theorie auf die Biologen der achtziger und neunziger Jahre des 19. Jahrhunderts hatte, war vermutlich durch die Tatsache bedingt, daß es einige Arten gibt, in denen in der Tat alle Chromosomen gleich aussehen.

Nachdem nunmehr die Individualität der Chromosomen überzeugend nachgewiesen und die Verbindung wenigstens eines Merkmal (der Geschlechtszugehörigkeit) mit einem bestimmten Chromosom entdeckt worden war, konnte die Genetik präzisere Fragen über Chromosomen und Merkmale oder, um Johannsens konkretere Termini zu gebrauchen, über die Beziehung zwischen Chromosomen und Genen stellen [20]. Kontrolliert ein Chromosom als Ganzes einen ganzen Komplex von Merkmalen, bildet es sozusagen das Kontrollzentrum eines Entwicklungsfeldes, oder sind individuelle Gene an spezifischen Orten auf dem Chromosom angesiedelt? Und welche wechselseitige Beziehung besteht zwischen verschiedenen Genen, die auf demselben Chromosom oder auf verschiedenen Chromosomen liegen? Mit Hilfe brillanter genetischer Experimente, die beständig durch den Vergleich mit dem zytologischen Belegmaterial überprüft wurden, wurden diese Fragen innerhalb von bemerkenswert kurzer Zeit beantwortet. In jedem einzelnen Fall war der Ausgangspunkt ausnahmslos irgendein recht einfaches mendelndes Phänomen.

Morgan und das Fliegenzimmer

Im Jahre 1909 begann Morgan *Drosophila* zu züchten. Er war stark beeindruckt von de Vries' *Oenothera*-Mutationen und versuchte offenbar, Mutationen bei *Drosophila* hervorzurufen, indem er seine Kulturen verschiedenen Chemikalien, verschiedenen Temperaturen, Radium- und Röntgenstrahlen aussetzte, doch hatte er dabei keinen Erfolg. Dann aber trat in einer seiner Zuchtkulturen in einer normalen Population rotäugiger Fliegen ein einzelnes weißäugiges Männchen auf.

Dieses einfache Ereignis, das Auftreten eines einzigen aberranten Individuums in einer Laboratoriumskultur, führte zu einer wahren Lawine von Untersuchungen. Zu allererst stellte sich die Frage, wie dieses Merkmal „weiße Augen“ entstanden war. Durch Kreuzung des kostbaren weißäugigen Männchens mit seinen rotäugigen Schwestern fand Morgan, daß zwar die F_1 -Nachkommen rotäugig waren, daß aber in der F_2 -Generation erneut weißäugige Männchen auftraten; das bewies, daß der genetische Faktor für Weißäugigkeit rezessiv war und daß er durch eine plötzliche Veränderung des Gens für Rotäugigkeit entstanden sein mußte. Morgan, der einige Jahre zuvor de Vries in seinem Laboratorium in Holland besucht hatte, übernahm dessen Ausdruck „Mutation“ für den Ursprung eines neuen Allels. Angesichts der Tatsache, daß de Vries' Mutationstheorie eine Evolutionstheorie war und die *Oenothera*-Mutationen chromosomaler Natur waren, war die Übertragung des Ausdrucks recht unglücklich und stiftete in den dar-

auffolgenden zwanziger und dreißiger Jahren erhebliche Verwirrung (Allen, 1968; Mayr und Provine, 1980). Mit der Zeit jedoch gewöhnten sich Genetiker und Evolutionisten an die neue Bedeutung, die Morgan dem Terminus „Mutation“ gegeben hatte.

Es hat in der Geschichte der Biologie wenige Forscher gegeben, die so eng mit ihren Mitarbeitern zusammengearbeitet haben wie Morgan. Aus diesem Grunde ist es schwierig zu sagen, wem man das Verdienst für einige der zahlreichen Entdeckungen des Morgan-Laboratoriums zuschreiben soll. Tatsächlich neigen einige Historiker dazu, fast das ganze Verdienst seinen Studenten und Mitarbeitern zuzuschreiben. Das geht jedoch viel zu weit. Man muß sich daran erinnern, daß Morgan in den zwei Jahren, die seiner *Drosophila*-Arbeit aus dem Jahre 1910 folgten, dreizehn Abhandlungen über Auftreten und Verhalten von etwa zwanzig geschlechtsgebundenen Mutanten bei *Drosophila* veröffentlichte. Sehr bald nach „Weißäugigkeit“ wurden zwei weitere geschlechtsgebundene rezessive Mutanten entdeckt, „verkümmerte Flügel“ und „gelbe Körperfarbe“. Ohne Frage hat Morgan den Mechanismus der Mendelschen Vererbung zum großen Teil sehr früh selbst geklärt und seine Beiträge dazu sind seine eigenen. Muller (1946) schrieb dazu: „So oft auch die Geschichte der Entstehungszeit der *Drosophila*-Arbeit in Zukunft neu geschrieben und neu beurteilt werden mag, es muß immer Einigkeit darüber bestehen bleiben, daß Morgans Beweismaterial zugunsten des Crossing over und seine Hypothese, derzufolge weiter entfernte Gene häufiger ein Crossing over vornehmen, ein Donnerschlag war, der kaum hinter der Entdeckung des Mendelismus zurücksteht.“ Ich möchte an dieser Stelle auf diesen einmaligen Beitrag Morgans zu dem Problem der Koppelung und des Crossing over hinweisen, da bei der folgenden Analyse der Nachdruck auf dem Problem liegen wird und nicht auf dem jeweils spezifischen Beitrag jedes der im Fliegenzimmer arbeitenden Personen.

Morgan und seine Mitarbeiter züchteten in seinem „fly room“ an der Columbia Universität *Drosophila*-Fliegen zu Zehn- und Hunderttausenden. Bei dem sorgfältigen Untersuchen dieser Fliegen fanden er und seine Mitarbeiter einen stetigen Strom neuer Mutationen. Bald (im Winter des Jahres 1910–1911) holte sich Morgan zwei Studenten der Columbia Universität zur Mitarbeit in sein Laboratorium, Alfred H. Sturtevant und Calvin B. Bridges. Anschließend kam H.J. Muller zu der Gruppe hinzu und machte ebenfalls seinen Doktor (Ph. D.) bei Morgan. Die hervorragende Zusammenarbeit dieser Gruppe (Sturtevant, 1959; 1965a) gehört zu den Legenden der Biologie: „Es kann in wissenschaftlichen Labors nur wenige Zeiten und Orte gegeben haben, wo ein solches Klima der freudigen Erregung und ein solcher Rekord an unablässigem Enthusiasmus herrschten. Zu einem großen Teil war dies Morgans eigener Haltung zu verdanken, einer Mischung aus Begeisterung und einem starken kritischen Empfinden, Großzügigkeit, Aufgeschlossenheit und einem bemerkenswerten Sinn für Humor.“

Innerhalb weniger Jahre hatten Morgan und seine Gruppe alle wichtigeren Aspekte der Transmissionsgenetik geklärt. Wo es Bateson, de Vries, Correns, Castle und den anderen frühen Mendelisten nicht gelungen war, die richtigen Antworten zu finden, ja, wo es ihnen de facto nicht einmal möglich gewesen war, die richtigen Fragen zu stellen, konnte die Morgansche Gruppe glänzende Erfolge aufweisen. Ein wichtiger Grund dafür war, daß Morgan, wenn auch von der Ausbildung her Embryologe, sich bewußt auf das Problem der genetischen Übertragung konzentrierte und Fragen der Genphysiologie und Ontogenie beiseiteschob. Statt über Vererbungsgesetze zu spekulieren, suchte er nach Tatsachen und ihren einfachsten möglichen Erklärungen. Er war Empiriker durch und durch.

Allele

Mendel war es völlig klar gewesen, daß phänotypische Merkmale in Gruppen auftraten, insbesondere (bei den Merkmalen, die er ausgewählt hatte) in Paaren. Alle Forschungen nach 1900 bestätigten, daß die für ein phänotypisches Merkmal verantwortliche materielle Basis sich in alternativen Phänotypen manifestieren oder ausdrücken konnte. Wortgetreu ins Griechische übersetzt, waren diese alternativen Determinanten „Allelomorphe“ (Batesons Ausdruck) oder Allele. Die Entdeckung der Mendelschen Vererbung solch alternativer Determinanten phänotypischer Merkmale warf ein völlig neues Licht auf die Frage der Verursachung der Variation. Sie legten den Gedanken nahe, daß glatt kontra runzlig oder gelb kontra grün bei Erbsen oder andere analoge Merkmalspaare eine ähnliche stoffliche Basis haben könnten. Die von den verschiedenen Allelen erzeugten Merkmale dürften nur zwei Versionen desselben zugrundeliegenden Materials sein (genotypische Alternative).

1904 entdeckte der französische Biologe L. Cuénot bei der Hausmaus, daß es sogar noch mehr als zwei Allele für einen Merkmalssatz geben konnte; zum Beispiel kann in dem besonderen Fall der Maus die Farbe des Fells grau, gelb oder schwarz sein. Bateson, Castle, Shull, Morgan und andere Genetiker entdeckten im Laufe der Zeit viele andere Fälle von multipler Allelie. Ein besonders bekanntes Beispiel ist die Blutgruppe AB0 beim Menschen. Sturtevant (1913) gab die erste Erklärung für das Auftreten multipler Allele, indem er es alternativen Zuständen desselben Gens (Locus) zuschrieb. Damit wurde Batesons *Absence-Presence* Hypothese entschieden widerlegt. In einigen Sonderfällen kann es für ein einziges Gen mehr als fünfzig Allele geben, wie bei Blutgruppengenen von Rindern, bestimmten Kompatibilitätsgenen bei Pflanzen sowie Histokompatibilitätsgenen bei Wirbeltieren. Getreu nach dem Mendelschen Gesetz, kann in einer Gamete immer nur ein einziges Allel vertreten sein, das sich aber während der Befruchtung mit irgendeinem der verschiedenen, in dem Genpool der Population vorhandenen Allele verbinden kann. In der späteren Geschichte der Genetik stieß man auf Fälle, in denen sich Gene bei bestimmten Kreuzungen wie Allele verhielten, bei anderen aber nicht (Pseudoallelie). Die Analyse derartiger Fälle (durch Lewis und Green) führte zur einem tieferen Verständnis der Natur des Gens (siehe unten).

Die Arbeiten der Morgangruppe über das Gen für Weißäugigkeit bei *Drosophila* und über andere *Drosophila*-Mutationen bewiesen, daß ein Gen zu einem anderen Allel mutieren konnte, und dieses wieder zu einem dritten und vierten. Ebenso interessant war die Entdeckung, daß diese Mutationsschritte reversibel sind und daß eine weißäugige Fliege gelegentlich Nachkommen mit roten Augen haben konnte. Der wichtigste Punkt war vielleicht, daß ein von einem Gen hervorgebrachtes neues Allel solange unverändert weiterbesteht, bis bei einem seiner Nachkommen eine neue Mutation auftritt. Die Gene sind also durch eine fast absolute Stabilität gekennzeichnet. Die Entdeckung der Genmutation bedeutete somit nicht eine Rückkehr zur indirekten Vererbung, sondern bestätigte im Gegenteil die vollkommene Konstanz des Erbmaterials. Sie war der entscheidende Beweis der direkten Vererbung, denn die Mutationsfähigkeit machte, trotz der wesentlichen Konstanz der genetischen Substanz, den evolutionären Wandel möglich.

Bald wurde das Auftreten von Mutationen bei jeder Art anderer Organismen bestätigt, vom Menschen und Säugetieren bis hinunter zu den einfachsten Tieren, bei jeder Art von Pflanzen und sogar bei Mikroorganismen. Ja, von den zwanziger bis zu den fünfziger Jahren des 20. Jahrhunderts schien das Studium der Mutation der meistver-

sprechende Ansatz zur Klärung der Natur des genetischen Materials zu sein. Man erkannte, daß der Mutationsvorgang gewaltige Probleme aufwarf. Was geschieht nun eigentlich mit dem Gen während der Mutation? Und auch: gibt es irgendeine Möglichkeit, unter kontrollierten Bedingungen (d.h. experimentell) Mutationen zu erzeugen? De Vries hatte schon 1904 vorgeschlagen, „daß die Strahlen von Röntgen und Curie, die imstande sind, in das Innere lebendiger Zellen einzudringen, bei dem Versuch benutzt werden sollen, die Erbpartikel in den Keimzellen zu ändern“ (in Blakeslee, 1936). Seit 1901 wurden immer wieder Versuche gemacht, durch Röntgenstrahlen, Radium, Temperaturschocks oder chemische Agentien Mutationen auszulösen. Infolge verschiedener technischer Unzulänglichkeiten (heterogenes Material, zu kleine Stichproben usw.) lieferte keiner dieser zahlreichen Versuche zunächst eindeutige Resultate. Erst als sich H.J. Muller mit all seiner Ausdauer und Erfindungsgabe dieser Frage zuwandte, wurde er 1927 schließlich mit Erfolg belohnt [21].

Unabhängige Merkmalskombination und Koppelung

Eine von Mendels wichtigen Erkenntnissen besagte, „daß das Verhalten je zweier differierender Merkmale in hybrider Verbindung unabhängig ist von den anderweitigen Unterschieden an den beiden Stammpflanzen“ (1866, 22). Man bezeichnet dies heute häufig als Gesetz der unabhängigen Merkmalskombination. Als Mendel zum Beispiel einen Erbsenstamm mit runden gelben Samen (beide Merkmale dominant) mit einem anderen reinen Zuchtstamm mit runzligen grünen Samen (beide Merkmale rezessiv) kreuzte, erhielt er in der F_2 kein 3:1 Verhältnis runder gelber Samen zu runzligen grünen Samen. Vielmehr ergab dieses spezielle Experiment 556 Samen, davon 315 rund/gelb, 101 runzlig/gelb, 108 rund/grün und 32 runzlig/grün, annähernd ein Verhältnis 9:3:3:1. Somit hatte also jedes einzelne Merkmalspaar (rund gegenüber runzlig und gelb gegenüber grün) ein 3:1 Verhältnis ergeben (bei Dominanz von rund und gelb), aber die beiden Merkmale hatten sich unabhängig voneinander aufgespalten. Mendel entdeckte, daß dasselbe auch für die anderen fünf Merkmalspaare galt, die er erforschte, und eine Zeitlang nahm man an, alle Merkmale gehorchten diesem Gesetz der unabhängigen Kombination.

Diese Befunde wären nicht überraschend gewesen, wenn der Zellkern tatsächlich nichts anderes wäre als ein Sack voller Keimchenpaare, die sich vor der Gametenbildung aufspalten und unabhängig verteilt werden können. Da das Kernmaterial aber in Chromosomen strukturiert ist, sollte man keine größere Zahl unabhängiger Merkmalsgruppen erwarten, als es Chromosomen gibt, da sich während der Gametenbildung die Chromosomen als Ganze voneinander trennen. Daß Mendels sieben Merkmale sich unabhängig voneinander kombiniert hatten, stimmte, wie viel später entdeckt wurde, mit der Tatsache überein, daß *Pisum sativum* lediglich sieben Chromosomenpaare besitzt (siehe aber unten).

Je mehr Kreuzungen während der Periode der fieberhaften Tätigkeit nach der Wiederentdeckung der Mendelschen Gesetze vorgenommen wurden, um so öfter stieß man auf Ausnahmen von der unabhängigen Kombination (die erste bei *Matthiola* durch Correns im Jahre 1900, andere durch die Bateson-Gruppe), doch waren sie aus Gründen, die gleich deutlich werden werden, nicht leicht zu interpretieren. Warum es keine unabhängige Kombination von Geschlecht und Augenfarbe im Falle der weißäugigen Flie-

gen gab, wurde nach einer anfänglich falschen Hypothese rasch von Morgan begründet. Als er die F_1 -Fliegen miteinander kreuzte (siehe oben), erschienen rotäugige und weißäugige Fliegen in der F_2 in einem Verhältnis von 3 : 1, aber alle weißäugigen Fliegen waren Männchen, während bei den rotäugigen Fliegen auf jeweils zwei Weibchen ein Männchen kam. Einige andere Kreuzungen, die Morgan vornahm, ergaben Resultate, die auf den ersten Blick sogar noch unerwarteter schienen. Bei der Kreuzung weißäugiger Weibchen mit normalen rotäugigen Männchen zum Beispiel waren alle weiblichen Nachkommen rotäugig und alle männlichen weißäugig. Offenbar gab es keine unabhängige Kombination von Geschlechtsgen und Augenfarbgen.

Von diesen Beobachtungen ausgehend, kam Morgan 1910 zu dem Schluß, daß der Faktor für Augenfarbe (der von rot zu weiß mutiert hatte) mit dem geschlechtsbestimmenden Faktor gekoppelt war [22]. Ein Jahr später (1911, S. 384) erklärte er diese Merkmalskoppelung spezifisch im Sinne der Chromosomentheorie: „Statt zufälliger Spaltung im Mendelschen Sinne, finden wir eine ‚Assoziation von Faktoren‘ vor, die auf den Chromosomen nahe nebeneinander liegen. Die Zytologie liefert den Mechanismus, den das experimentelle Beweismaterial erfordert.“ Einige andere Mutationen, wie gelbe Körperfarbe und Stummelflügel, erwiesen sich ebenfalls als geschlechtsgebunden, d. h. sie lagen auf dem Geschlechtschromosom. Andere miteinander verbundene Merkmalsgruppen hatte nichts mit dem Geschlecht zu tun und lagen allem Anschein nach auf den anderen Chromosomen von *Drosophila*, die man, zur Unterscheidung von den Geschlechtschromosomen, als *Autosomen* (Euchromosomen) bezeichnet.

Tatsächlich hatten de Vries, Boveri, Correns und Sutton auf theoretischer Grundlage bereits das Auftreten solcher Koppelungen vorhergesagt. Ihre Beweisführung gründete sich auf die Individualität der Chromosomen und ihre Kontinuität während des Zell(kernteilungs)zyklus.

Non-disjunction

Einer von Morgans Mitarbeitern, Calvin Bridges (1916), erbrachte mit seiner Arbeit einen noch überzeugenderen Beweis für die Chromosomentheorie der Vererbung. Wenn man, wie wir sehen, ein weißäugiges *Drosophila*-Weibchen (bei dem auf beiden X-Chromosomen rezessive weiße Allele liegen) mit einem normalen rotäugigen Männchen (mit dem dominanten Rot auf seinem einzigen X-Chromosom) gekreuzt wird, so erzeugt es in der F_1 die gleiche Menge heterozygoter rotäugiger Weibchen und weißäugiger Männchen. Dies ist durch die genetische Konstitution der beiden Eltern bedingt. Nun erschien jedoch in Morgans Laboratorium eine regelwidrige Fliegenrasse, in der bei einer solchen Kreuzung etwa 4,3% der F_1 -Nachkommen aus weißäugigen Weibchen und rotäugigen Männchen bestand. Ich werde dies nicht bis in alle Einzelheiten erklären, denn diese lassen sich in jedem klassischen Lehrbuch der Genetik nachlesen. Die Erklärung gründete sich auf Bridges' Voraussage, daß Weibchen dieser Rasse nicht nur die zwei X-Chromosomen, sondern auch ein männliches Y-Chromosom besäßen. Vermutlich war das ursprüngliche XXY-Weibchen dadurch entstanden, daß ein anomales Ei mit zwei XX-Chromosomen (aufgrund eines Fehlers bei der Reduktionsteilung) von einem Y-Sperma befruchtet worden war. Während der Gametenbildung eines solchen Individuums mit drei Geschlechtschromosomen (zwei X und ein Y) verteilen sich die zwei X-Chromosomen entweder auf verschiedene Gameten (Eier), was X und XY-Eier ergibt

(dies trifft tatsächlich auf 91,88% der gebildeten Gameten zu), oder aber ein Ei erhält beide X und ein anderes das Y (in 8,2% der Fälle). Nach der Befruchtung mit normalen X- oder Y-tragenden Spermatozoen sterben die XXX und YY Zygoten ab, aber es wird ein kleiner Prozentsatz außergewöhnlicher rotäugiger Männchen (XY) und weißäugiger Weibchen (X_wX_wY) produziert. Bridges' Vorhersage wurde anschließend durch eine zytologische Untersuchung bestätigt, bei der in der Tat die Existenz von XXY Weibchen und XYY Männchen in diesem Stamm nachgewiesen wurde.

Vorher (Wilson, 1909) und nachher wurden weitere Fälle von *non-disjunction* entdeckt, einschließlich Individuen mit einem überzähligen Autosom. Beim Menschen zum Beispiel ist das Vorhandensein von drei Chromosomen Nr. 21 (was man als Trisomie des Chromosoms Nr. 21 aufgrund meiotischer *non-disjunction* bezeichnet) die Ursache des Down-Syndroms (Mongoloide Idiotie). Bei vielen Pflanzenarten sind Individuen mit einem überzähligen Chromosom (Trisomie) oder mit einem fehlenden Autosom (Monosomie) lebensfähig und zu interessanten Studien über die Auswirkungen verschiedener Gleichgewichte derselben Gene benutzt worden. Bei *Datura* etwa ist Trisomie für jedes der zwölf Chromosomenpaare nicht nur lebensfähig, sondern durch eine spezifische Morphologie gekennzeichnet. Dasselbe gilt für Monosomie bei irgendeinem der 24 Chromosomenpaare von *Nicotiana*.

Die Bedeutung von Bridges' Arbeit lag darin, daß sie den ersten unmittelbaren Nachweis dafür erbrachte, daß geschlechtsgebundene Gene auf dem X-Chromosom liegen. Seine Schlußfolgerung wurde in den darauffolgenden Jahren immer wieder von neuem bestätigt. Danach wurde es zunehmend sinnlos, Einwände gegen die Chromosomentheorie zu erheben, auch wenn ein paar Autoren, wie Bateson und Goldschmidt, sich nicht überzeugen ließen und sogar Morgan noch in gewisser Weise ambivalent blieb.

Meiose

Obleich eine Reihe von Biologen nach 1902 ganz allgemein von der Chromosomentheorie der Vererbung sprach, herrschte doch immer noch beträchtliche Unsicherheit darüber, was diese Bezeichnung eigentlich genau bedeutete. Vor allem formalisierte sie Roux' Vorschlag einer linearen Anordnung individuell verschiedener genetischer Faktoren (wir würden heute sagen: Gene) auf den Chromosomen. Aber dies war nicht alles. Die Zytologen hatten in den siebziger bis neunziger Jahren des 19. Jahrhunderts zahlreiche chromosomale Phänomene entdeckt, die mit Sicherheit einen Einfluß auf die Vererbung hatten. Derartige Phänomene wurden nach 1900, und insbesondere von Morgans Gruppe nach 1910, einem intensiven Studium unterzogen; dies trug viel zur Ausweitung und Festigung der Chromosomentheorie bei.

Beginnen wir mit dem Verhalten der Chromosomen während der Gametenbildung [23]. Eizellkerne und Spermatozoa sind „haploid“, d. h. sie besitzen nur die Hälfte der Chromosomenzahl der (diploiden) Körperzellen. Wie geht dieses Halbieren des Chromosomensatzes während der Gametenbildung vor sich, und wie kann dies die Vererbung beeinflussen?

Reduktionsteilung

Rufen wir uns van Benedens Beobachtung (1883) ins Gedächtnis zurück, daß sich während der Befruchtung des Eis von *Ascaris* die zwei Chromosomen des männlichen Zellkerns mit den zwei Chromosomen des Einukleus verbinden, so daß der neue Zygotenkern vier Chromosomen bekommt. Jede durch die anschließenden Furchungen dieser befruchteten Eizelle entstehende Zelle besitzt vier Chromosomen, sie ist „diploid“, d. h. hat die doppelte Chromosomenzahl der Gameten. Wenn bei jeder Befruchtung ein solches Verdoppeln der Chromosomenzahl stattfinden würde, so hätte jede Generation die doppelte Chromosomenzahl der Eltern. Bald gäbe es Tausende oder Millionen von Chromosomen in jeder Zelle. Es war offensichtlich, daß es einen Vorgang geben mußte, mit dem das Verdoppeln der Chromatinmenge während der Befruchtung wieder ausgeglichen werden konnte, und Strasburger (1884, S. 133) wie auch Weismann (1887) schlugen vor, es müsse vor der Gametenbildung eine „Reduktionsteilung“ geben. Boveri (1887–1888) stimmte mit Weismanns Schluß überein, und Oskar Hertwig gab schließlich im Jahre 1890 eine ausführliche und völlig richtige Beschreibung.

Den Zytologen war klar, daß während der Gametenbildung bei den Tieren zwei aufeinanderfolgende Zellteilungen stattfinden, die sich in auffallender Weise von der normalen Mitose unterscheiden und für die schließlich der Ausdruck *Meiose* eingeführt wurde. Was genau während der Meiose geschieht oder, um genauer zu sein, wie die Reduktion des chromatischen Materials erreicht wird, blieb lange Zeit umstritten. Das einzige, was bald allgemein akzeptiert wurde, war, daß die Oozyten und Spermatozyten, d. h. die Zellen, aus denen schließlich die Eier und Spermatozoen entstehen, dieselbe diploide Chromosomenzahl besitzen wie gewöhnliche Körperzellen. Nichtsdestoweniger haben die aus der meiotischen Teilung hervorgehenden Gameten (Eier und Spermatozoen) nur die halbe Chromosomenzahl; sie sind haploid. Nachdem das Wesen der meiotischen Teilungen völlig verstanden war, war es deutlich, daß die Reifung des Zellkerns der Eizellen völlig analog zu der der Spermatozoen erfolgt. Auf den ersten Blick jedoch schienen die Prozesse bei den beiden Sorten von Zellen durchaus verschieden zu sein, und es ist daher ratsam, sie getrennt zu beschreiben.

Denken wir daran, daß der Chromosomensatz jedes Zellkerns aus einem paarweisen Satz homologer Chromosomen besteht, von denen je eins vom Vater, das andere von der Mutter stammt. Während der ersten meiotischen Teilung lagern sich diese homologen Chromosomen parallel aneinander; man bezeichnet diese Paarung auch als *Synapsis* oder *Syndese*. Was während dieser Paarung geschieht, war zunächst ganz und gar nicht klar; in der Tat liegen die Chromosomen so eng aneinander, daß es mit mikroskopischer Analyse nicht möglich ist, genau zu rekonstruieren, was während dieser Prophase der ersten meiotischen Teilung geschieht. Es bedurfte nahezu weiterer dreißig Jahre, bis die genetische Analyse den Vorgang im wesentlichen klärte (siehe unten). Das Einzigartige der ersten Kernteilung bei der Meiose ist, daß sich der Kern teilt, aber nicht die Chromosomen. (In den Feinheiten sind die Vorgänge etwas komplizierter; die Chromosomen sind bereits in je zwei Chromatiden geteilt; diese bleiben jedoch beieinander.) Infolgedessen geht die Hälfte der Chromosomen zu dem einen Tochterkern, die andere Hälfte zu dem anderen. Im Falle von *Ascaris* wird die Chromosomenzahl dabei von vier auf zwei reduziert. Die erste meiotische Kernteilung ist die von Weismann postulierte *Reduktionsteilung*, deren Vorkommen Galton schon vorher vorgeschlagen hatte.

In der zweiten meiotischen Teilung trennen sich die Chromatiden wie in jeder mitoti-

schen Teilung. Im Ei finden beide meiotische Teilungen nahe der Peripherie des Eis statt, und bei beiden Gelegenheiten wird ein Satz der Tochterchromosomen als sogenanntes *Polkörperchen* ausgestoßen. Eine Teilung des ersten Polkörperchens bei der zweiten meiotischen Teilung ist fakultativ.

Während der Bildung der männlichen Gameten finden dieselben zwei Kernteilungen statt, doch werden keine Tochterkerne als Polkörperchen ausgestoßen. Statt dessen bildet sich, wie Hertwig (1890) gezeigt hatte, ein Satz von vier Spermatozoen, die aus dem einzelnen Zellkern der in die meiotische Teilung eingehenden Spermatozyten-Mutterzelle stammen. Da während der Meiose I keine Chromosomenverdoppelung stattfindet, haben die vier Spermatozoen ebenfalls nur halb so viele Chromosomen wie die „diploiden“ somatischen Zellen. Ich habe hier die heutige Interpretation der während der Reduktionsteilung stattfindenden Ereignisse geschildert. Die richtige Darstellung wurde aus Entdeckungen und Auslegungen, wie sie van Beneden, Hertwig, Weismann und andere beitrugen, stückweise zusammengesetzt. Hertwig und Weismann unterschieden sich zuerst stark in ihrer Interpretation. Churchill (1970) hat den Weg bis zum allmählichen Verständnis der Frage hervorragend beschrieben. Für die anfängliche Nichtübereinstimmung gab es zwei wichtige Gründe: Hertwig glaubte mehr oder weniger an Mischvererbung, bei der die väterlichen und mütterlichen Chromosomen bei der Befruchtung miteinander verschmelzen; zugleich meinte er, die Chromosomen würden nach jeder Zellteilung aufgelöst, um sich vor der nächsten Zellteilung aus chromatischen Partikeln wieder neu zusammenzusetzen. Das Ausstoßen der Polkörperchen diene seiner Ansicht nach ausschließlich der quantitativen Reduktion der Chromatinmenge. Im Gegensatz dazu war Weismann davon überzeugt, die väterlichen und mütterlichen Chromosomen blieben nach der Befruchtung auch weiterhin getrennt; abgesehen davon glaubte er an die Kontinuität jedes Chromosoms während des gesamten mitotischen und meiotischen Zyklus und auch während der anschließenden Ruhephase. In beiden Punkten erwiesen sich Weismanns Postulate als korrekt. Das wichtigste Ergebnis der Kontroverse war der Schluß, daß der Chromosomeninhalt der von dem Ei ausgestoßenen Polkörperchen dem des verbleibenden Eizellkerns genau identisch ist und daß daher die Zellkernteilungen (Meiose) während der Bildung der weiblichen und der männlichen Gameten völlig gleichwertig sind, obgleich sie in dem einen Geschlecht zur Entstehung eines einzelnen Eis und drei Polkörperchen und in dem anderen zur Bildung von vier Spermatozoen führen. Wenn es auch den Anschein hatte, als diskutierten Hertwig und Weismann über technische Details der Zytologie, waren ihre Positionen de facto, wie Churchill (1970) überzeugend gezeigt hat, durch tiefreichende philosophische Bindungen bedingt. Hertwig vertrat das physikalistisch-physiologische Lager und Weismann die morphologisch-korpuskular-molekulare Schule.

Man kann die zytologische Darstellung der Meiose auch in Begriffen der Genetik ausdrücken. Nehmen wir an, daß bei der Bildung einer neuen Zygote infolge des Zusammentreffens eines väterlichen und eines mütterlichen Chromosomensatzes ein Chromosom mit dem (vom Vater stammenden) Allel *A* sich mit einem Chromosom mit dem (von der Mutter kommenden) Allel *a* paarte und so die Zygote *Aa* bildete. Von der ersten Furchungsteilung der neuen Zygote an bleiben diese zwei homologen Chromosomen als Paar zusammen, und alle somatischen Zellen des sich entwickelnden Organismus werden heterozygot (*Aa*) sein. Erst während der Gametenbildung bei der ersten meiotischen Teilung (der Reduktionsteilung) trennen sich die beiden homologen Chromosomen voneinander und bilden die gleiche Menge Gameten mit dem Gen *A* wie mit

dem Gen *a*. Welches Chromosom in welche der zwei reduzierten Tochterzellen wandert, ist ausschließlich eine Frage des Zufalls (siehe unten). Somit ist die Mendelsche Spaltung durch die beobachteten Phänomene des Chromosomenverhaltens während der Befruchtung und Gametenbildung (Sutton-Boveri-Theorie) restlos erklärt. Die Meiose, wie bisher beschrieben, kann Koppelung und Spaltung einwandfrei erklären; das reicht jedoch nicht aus, denn sie liefert keine Erklärung für die Phänomene des oben erwähnten Koppelungsbruchs. Hierzu muß ein zusätzlicher Vorgang herangezogen werden, der während der Meiose stattfindet: das Crossing over. Was die Chromosomen betrifft, so ist die Meiose bei den Pflanzen genau dieselbe wie bei den Tieren, doch findet sie gewöhnlich in einem anderen Stadium des Lebenszyklus statt (vor der Sporenbildung).

Crossing over

Da jeder Organismus offensichtlich weit mehr Merkmale (und auch genetische Determinanten für diese Merkmale) besitzt als Chromosomen, muß, darüber war man sich von Anfang an klar (Correns, 1902; Sutton, 1903), jedes Chromosom der Träger mehrerer, wenn nicht sogar vieler Gene sein. Dies wurde bald durch Experimente in Morgans Laboratorium bestätigt. Die Entdeckung von Koppelungsgruppen, von denen jede mit einem definitiven Chromosom assoziiert ist, warf jedoch ein neues Problem auf. Wenn alle Gene auf einem Chromosom fest miteinander verbunden wären, so hätte ein Organismus für alle praktischen Zwecke nur so viele unabhängige Erbeinheiten wie er Chromosomen hat. Dies würde für eine Rekombination gewaltige Einschränkungen bedeuten. Bei der Untersuchung der F_2 -Generation von Hybriden kam de Vries (1903) zu dem Ergebnis, daß die Fülle der Rekombinationen in einem F_2 -Hybriden weitaus zu groß war, um mit einer Theorie der vollständigen Koppelung vereinbar zu sein. Er postulierte daher „einen Austausch von Einheiten“ der gepaarten elterlichen Chromosomen während der Prophase I der Meiose. „Wie viele und welche [Einheiten ausgetauscht werden] mag dann einfach dem Zufall überlassen bleiben“ (1910, S. 243), vorausgesetzt, der Austausch ist immer strikt gegenseitig. Ein solcher Austausch wurde auch von Boveri (1904, S. 118) vorausgesagt. Die genetische Analyse bestätigte bald, daß die Koppelung von Genen auf demselben Chromosom nicht vollständig ist. Die erste derartige Beobachtung wurde von Bateson, Saunders und Punnett (1905) gemacht. In der F_2 -Generation einer Kreuzung zweier Zuckererbsen-Varietäten (*Lathyrus*), die sich in Blütenfarbe und Gestalt der Pollenkörner unterschieden, erhielten sie weder das erwartete 9:3:3:1, noch ein einfaches 3:1 Verhältnis, sondern 69,5% doppelte Dominanten, 19,3% doppelte Rezessive und zwei Klassen von 5,6% Heterozygoten. Offensichtlich hatten sich die Gene für die beiden Merkmale weder unabhängig kombiniert, noch waren sie völlig gekoppelt (11% Ausnahmen). Bateson schlug zur Erklärung eine *ad hoc*-Hypothese vor, und da er kein Anhänger der Chromosomentheorie war, zog er Crossing over nicht in Betracht.

Es ist häufig gesagt worden, wie sonderbar es sei, daß Mendel niemals auf eine Koppelung gestoßen ist. Die Erbse (*Pisum sativum*) besitzt lediglich sieben Chromosomenpaare, und Mendel untersuchte sieben Merkmale. War es Glück, daß sie niemals gekoppelt waren und somit Mendel weitere Komplikationen ersparten? Vermutlich war es das nicht. Man weiß, daß Mendel mehrere Jahre auf vorbereitende Kreuzungen verwandte, bevor er seine definitive Versuchsreihe begann. Es ist recht wahrscheinlich, daß er auf Merkmale (oder zumindest einen Teil eines Merkmalspaares) verzichtete, wenn diese in

der F_2 keine unabhängige Kombination zeigten. Es ist auch möglich, daß die Samenproduzenten, von denen Mendel sein Material erworben hatte, unabhängig kombinierende Merkmale bevorzugten. Und endlich sind die Abstände einiger Genloci groß genug, um eine unabhängige Kombination vorzutauschen, selbst wenn einige der Gene auf demselben Chromosom liegen [24].

Zu einem ersten Problem wurden die Ausnahmen von der vollständigen Koppelung erst, als man in Morgans Laboratorium mit der intensiven Analyse der genetischen Konstitution von *Drosophila melanogaster* begann. Morgan und seine Mitarbeiter entdeckten, daß der Prozentsatz von Koppelungsbrüchen in einem breiten Spielraum variierte. Wie ließ sich diese Variabilität erklären?

Sehen wir uns einen speziellen Fall etwas näher an. Nehmen wir einen Satz von drei rezessiven Genen – gelbe Körperfarbe (y), weiße Augenfarbe (w) und Stummelflügel (m) –, die bei *Drosophila* auf dem X-Chromosom liegen. Kreuzt man ein Männchen, das diese drei Gene besitzt, mit einem normalen Weibchen, so würde man erwarten, daß die drei rezessiven Merkmale in der F_2 -Generation als eine gekoppelte Gruppe auftreten. Tatsächlich war jedoch die Koppelung für Körper- und Augenfarbe bei 1,3% der Fliegen gebrochen, für Augenfarbe und Flügelgröße bei 32,6% und für Körperfarbe und Flügelgröße bei 33,8%. Wie sind diese Zahlen zu erklären?

Die Zahlenwerte für diese Ausnahmen waren weitaus zu regelmäßig, als daß man sie mit einem vom Zufall bedingten Prozeß, etwa einem zufälligen Austausch von Einheiten, wie de Vries vorgeschlagen hatte, erklären konnte. Die zytologischen Forschungen in den ersten Jahren des zwanzigsten Jahrhunderts machten jedoch eine andere Lösung möglich. Das Studium der Einzelheiten der Meiose hatte in den zwanzig Jahren seit der Pionierarbeit von Boveri und Hertwig enorme Fortschritte gemacht. Man unterschied nunmehr nicht weniger als sechs verschiedene Stadien bei den Veränderungen der Chromosomen (des chromatischen Materials) während der Prophase I. In einem dieser Stadien sind die zwei gepaarten Chromosomen immer noch recht dünn, aber jedes hat sich in zwei Chromatinfäden (Chromatiden) aufgespalten; man bezeichnet es als das Stadium der Chromosomen-Tetraden. Die zwei Chromosomen bilden wellenförmige Schlingen und überkreuzen einander wiederholt.

Der belgische Zytologe Janssens postulierte (1909), daß bei den vier umeinander geschlungenen Chromatiden je ein väterliches und ein mütterliches Chromatid (Halbchromosom) an einem der Überkreuzungspunkte brechen könnten und sich bei dem erneuten Zusammensetzen der gebrochenen Stücke das väterliche Ende an das mütterliche Ende anlagern würde und umgekehrt. Die anderen zwei Chromatiden blieben unversehrt. Somit würde ein „Chiasma“ entstehen (Punkt, an dem zwei Chromosomen eines Paares während der späteren Stadien der Prophase I der Meiose in Kontakt bleiben). Das Chiasma ist Janssens Ansicht nach ein Anzeichen für das Crossing over eines väterlichen und eines mütterlichen Chromatids. Das schließliche Resultat wäre ein neues Chromosom, das aus Teilen des mütterlichen und des väterlichen Chromosoms besteht. Die Analyse von Fällen, in denen Koppelungsbrüche auftreten, durch die Morgan-Gruppe stand mit Janssens Theorie im Einklang.

Der Prozeß des Crossing over ist derart kompliziert, daß es ungefähr dreißig Jahre dauerte, bevor endgültig entschieden wurde, welche der verschiedenen konkurrierenden Interpretationen die richtige war (eine recht lesbare Darstellung findet sich in Whitehouse, 1965). Heutzutage ist jedoch zweifelsfrei erwiesen, daß das Crossing over im Stadium der Chromosomen-Tetraden stattfindet und daß zwei der vier Chromatiden daran

beteiligt sind. Ferner findet es unmittelbar am Anfang dieses Stadiums statt (Grell, 1978).

Morgan und sein Mitarbeiter A.H. Sturtevant (1961) errechneten, daß die durch Crossing over hervorgerufene Menge an Koppelungsbrüchen dem linearen Abstand von Faktoren auf dem Chromosom entsprach. Die Möglichkeit eines Chromosomenbruchs (und somit des Crossing over) zwischen zwei Genen wäre um so kleiner, je geringer der Abstand zwischen den zwei Genloci auf einem Chromosom ist. Mit Hilfe dieser Überlegung konnte Sturtevant (der damals erst 19 Jahre alt war!) die Lage und Reihenfolge von Genen auf einem Chromosom berechnen und in der Tat eine Chromosomenkarte für das X-Chromosom von *Drosophila melanogaster* erstellen, die erste derartige Chromosomenkarte (1913 veröffentlicht). Damit wurde bewiesen, daß die damals für dieses Chromosom bekannten Gene in linearer Reihenfolge auf den Chromosomen angeordnet waren.

Unter den frühen Befunden gab es einige Widersprüche. Diese wurden geklärt, als Muller (1916) zeigte, daß auf langen Chromosomen doppeltes Crossing over möglich ist (wodurch bei den entfernten Genen vorgetauscht wird, es sei kein erstes Crossing over eingetreten) und daß das Auftreten eines Chiasma das Eintreten von weiterem Crossing over in nahegelegenen Chromosomenregionen behindert. Zog man diese zwei neu entdeckten Phänomene (doppeltes Crossing over und Interferenz) mit in Betracht, so beseitigte dies die Widersprüche, die einige von Morgans Gegnern zur Skepsis gegenüber der Gültigkeit der Crossing over-Theorie veranlaßt hatten.

Die Chromosomentheorie der Vererbung konnte nunmehr durch eine Gentheorie ergänzt werden (Morgan, 1926). Um 1915 hatten Morgan und seine Mitarbeiter mehr als hundert durch Mutationen entstandene Gene erforscht. Diese bildeten vier Koppelungsgruppen, welche in bewundernswerter Weise den vier Chromosomen von *Drosophila melanogaster* entsprachen. Der indirekte Beweis für die chromosomale Natur der Koppelungsgruppen war damit vollständig. Doch erst 1931 konnte Stern anhand einiger regelwidriger Chromosomen (das kleine vierte Chromosom mit einem angelagerten Stück des X-Chromosoms) den zytologischen Nachweis für die These des Crossing over erbringen. Ein ähnlicher Nachweis wurde im gleichen Jahr von Creighton und McClintock (1931) für Pflanzen (Mais) geführt. Tatsächlich erwies sich der Mais als ein bemerkenswert geeignetes Material für zytogenetische Studien. Obgleich er keine Riesenchromosomen besitzt, die sich später in der *Drosophila*-Forschung als so nützlich erweisen sollten, sind alle zehn Chromosomen morphologisch deutlich verschieden und das Auftreten überzähliger Chromosomen ist nicht selten. Barbara McClintock bediente sich dieser Eigenschaften des Maises während der dreißig Jahre, in denen sie hervorragende Forschungsarbeit leistete, um zu einer Interpretation der Genwirkung zu gelangen, deren Bedeutung erst allgemein anerkannt wurde, nachdem die Molekulargenetiker, Jahre später, zu ähnlichen Schlußfolgerungen gelangt waren.

Die Geschichte des Crossing over, wie ich sie hier dargestellt habe, ist stark vereinfacht, und viele komplexe Fragen sind unberücksichtigt geblieben. Zum Beispiel ist das Wesen der Chiasmata (der aus dem Crossing over resultierenden Brücken zwischen Chromosomensegmenten) lange Zeit umstritten gewesen. Die Zahl der Chiasmata pro Chromosomenarm ist höchst variabel, ja, in einigen Fällen findet überhaupt kein Crossing over statt, beispielsweise beim *Drosophila*-Männchen. Viel diskutiert worden ist auch über den genauen Zeitpunkt der Chiasmabildung (Bruch und Wiedervereinigung der Chromatidenstränge), ja sogar darüber, ob das Vorhandensein eines Chiasma

immer bedeutet, daß Crossing over stattgefunden hat. Als wichtigste Frage blieb das Verhalten der verschiedenen Chromatidenstränge in einem Chromosom lange umstritten. Die Folge war, daß manche Autoren die Bruch-Fusions-Theorie von Janssens und Morgan zur Erklärung des Phänomens des Crossings over ablehnten. Belling zum Beispiel schlug die „copy-Choice“ (Kopiewahl) Theorie vor und Winkler die „gene-conversion“ (Genumwandlungs) Theorie. Obgleich keine dieser beiden Theorien sich letzten Endes durchsetzte, wurden in ihrer Folge zahlreiche Experimente durchgeführt, die unser Verständnis des Crossing over und der Natur des Gens vertieften. Bisher ist keine vergleichende Geschichte der drei Theorien geschrieben worden. Zu näheren Einzelheiten über diese technischen Fragen sind die Lehrbücher der Zytologie und Genetik heranzuziehen (siehe auch Grell, 1974). Für unsere Darstellung ist wichtig, daß alle scheinbaren Ausnahmen letztlich im Sinne der klassischen Chromosomentheorie erklärt werden konnten.

Der Chromosomenumbau, wie er durch das Crossing over bewirkt wird, ist für den Evolutionsprozeß sehr wichtig. Es ist ein leistungsfähiger Mechanismus zum Mischen der väterlichen und mütterlichen Gene und stellt durch das Erzeugen neuer innerchromosomaler Genkombinationen eine große Fülle neuer Genotypen zur Verfügung (weit mehr als die Mutation), auf die die natürliche Auslese einwirken kann.

Es gibt noch einen weiteren chromosomalen Prozeß, der die Rekombination erleichtert: die unabhängige Bewegung der mütterlichen und väterlichen Chromosomen während der meiotischen Reduktionsteilung. Vor 1902 glaubte man weithin, väterliche und mütterliche Chromosomensätze bewegten sich als Einheiten. Einige Autoren waren sogar davon überzeugt, daß während der Reifeteilung der Eizelle alle väterlichen Chromosomen in den Polkörperchen vernichtet würden, um bei der Befruchtung durch einen neuen Satz von vom Vater stammenden Chromosomen ersetzt zu werden. Wenn dies richtig wäre, so würden bei der Reifung von parthenogenetischen Eiern keine Polkörperchen produziert werden, aber Boveri wies nach, daß die Bildung von Polkörperchen bei parthenogenetischen Eiern und bei sexuellen Eiern nicht verschieden ist. Außerdem produzieren heterozygote Weibchen Gameten mit väterlichen Genen. Schließlich entdeckte Carothers (1913), daß bei Arten mit heteromorphen Chromosomenpaaren (d.h. solchen mit verschiedenen großen Chromosomen) das größere Chromosom aufs Geratewohl an einen der Pole wandert. Dies war der schlüssige Beweis, daß sich die mütterlichen und väterlichen Chromosomen nicht als ein einheitliches Paket spalten. Allerdings gibt es einen seltenen genetischen Zustand („meiotic drive“), der die zufällige Zuweisung von Chromosomen an die Polarkörperchen verhindert. Dies ist die Erklärung für manche Fälle, in denen andernfalls schädliche Gene in Populationen beibehalten werden (siehe Teil II).

Chromosomenmutationen

Gelegentlich zerbrechen Chromosomen während der Chiasma-Bildung völlig und können sich dann auf neue Weise wieder zusammenfügen, statt einfach dort zusammenzuheilen, wo der Bruch erfolgt ist. Wenn das Chromosom an zwei Stellen gebrochen ist, kann das mittlere Stück einfach umgedreht und wieder eingesetzt werden und bildet somit eine Chromosomen*inversion*. Man bezeichnet eine Inversion als parazentrisch, wenn das Centromer nicht auf dem umgekehrten Chromosomensegment liegt, im anderen

Fall als perizentrisch. Wenn ein Stück eines Chromosoms abbricht und sich an ein anderes nicht-homologes Chromosom anlagert (oder in es aufgenommen wird), liegt eine *Translokation* vor. Gelegentlich tritt auch ein *ungleiches Crossing over* auf, bei dem zwei Tochterchromosomen entstehen, von denen eins ein Chromosomenstück doppelt erhält, wohingegen in dem anderen ein Stück fehlt. Zwei („acrocentrische“) Chromosomen können miteinander verschmelzen oder ein („metacentrisches“) Chromosom kann sich spalten; solche Veränderungen bezeichnet man als Robertsonsche Fusionen. Schließlich bezieht sich *Polyploidie* auf das Vorhandensein von mehr als dem Doppelten der haploiden Anzahl der Chromosomensätze. Alle diese Chromosomenveränderungen sind potentiell von erheblicher evolutionärer Bedeutung und haben der Chromosomentheorie der Vererbung keineswegs etwas von ihrer Überzeugungskraft genommen. Man bezeichnet Chromosomenanordnungen, die einen genetischen Effekt haben, oft als Chromosomenmutationen. Ich habe es vermieden, den Text mit einer Geschichte der Entdeckung jeder einzelnen dieser Chromosomenmutationen zu belasten, da es nicht zum Verständnis der chromosomalen Evolution beitragen würde [25].

Morgan und die Chromosomentheorie

Einige Historiker behaupten, Morgan und seine Gruppe seien die Urheber der Chromosomentheorie der Vererbung gewesen, doch dies ist eindeutig nicht richtig. Der Beweis der Individualität der Chromosomen (weitgehend durch Boveri) sowie Roux' überzeugende Beweisführung, daß die Chromosomen einen linear angeordneten Satz qualitativ verschiedener genetischer Partikel enthalten müssen, führten, zusammen mit Mendels Spaltungsbefunden, in den Jahren 1902 bis 1904 unausweichlich zu der Sutton-Boveri-Chromosomentheorie der Vererbung. Diese Theorie wurde fast unverzüglich von den meisten Zytologen übernommen, war sie doch lediglich der Schlußstein eines Gebäudes, das die Zytologie während der vorausgehenden zwanzig Jahre errichtet hatte.

Wenn man bedenkt, wie überzeugend die Theorie war, so fragt sich der Historiker verwirrt, warum sie wohl auf so viel Widerstand stieß, vor allem auch von seiten führender Genetiker wie Bateson, Johannsen und zuerst auch Morgan. Offensichtlich handelt es sich hier um eine tiefreichende Nichtübereinstimmung zwischen den Begriffswelten zweier großer Schulen der Biologie. Da die Chromosomentheorie auf indirektem Wege aufgestellt worden war, d. h. da sie aus den verschiedensten Tatsachen erschlossen worden war, verlangten die Gegner Beweise, vorzugsweise experimentelle Beweise, die schließlich von der Morgan-Gruppe und anderen erbracht wurden. Aber dies war nach 1910, nachdem Morgan seinen Widerstand gegen die Chromosomentheorie aufgegeben hatte und zu einem Vertreter dieser Theorie geworden war [26].

In einer Reihe von Büchern und Aufsätzen hatte Morgan von 1903 bis 1910 die Chromosomentheorie scharf angegriffen (Allen, 1966). Seine Opposition gründete sich auf eine Reihe von Argumenten, deren erstes besagte, die Theorie sei bloße „Spekulation“, entbehre jedes empirischen Fundaments. In Morgans Augen konnte nichts, das nicht durch das Experiment bewiesen war, als Wissenschaft gelten. Er stand dem „Philosophieren“ mit größter Verachtung gegenüber. Und was wichtiger war: die Behauptung, daß Merkmale durch Partikel kontrolliert würden und daß diese Partikel auf individuell verschiedenen Chromosomen lägen, stand diametral im Gegensatz zu seiner Theorie der biologischen Phänomene (siehe unten).

Und doch wurde Morgan im Jahre 1910, fast über Nacht, zu einem der Hauptverfechter der Chromosomentheorie und lieferte einen Teil der entscheidendsten Belege zu ihren Gunsten. Womit läßt sich diese dramatische „Bekehrung“ erklären? Daß sie urplötzlich war, ist durch die Daten einiger Veröffentlichungen Morgans vor und nach seinem Meinungswechsel dokumentiert.

Durch eine Ironie des Schicksals wurde ein 48-seitiger Artikel im *American Naturalist*, in dem Morgan (1910a) die Chromosomentheorie scharf attackierte, erst im August 1910 veröffentlicht (obgleich er das Manuskript bereits im Februar eingereicht hatte), drei Wochen nach seinem (am 23. Juli eingereichten und am 27. Juli erschienenen) berühmten Aufsatz über das Gen für Weißäugigkeit (1910b), in dem er seine Opposition aufgab.

Morgan war im Jahre 1910 44 Jahre alt und für seine überzeugten Ansichten bekannt, doch war er, im Gegensatz zu Bateson, imstande, seine Ansichten (bis zu einem gewissen Punkt!) zu ändern, wenn neue Experimente zeigten, daß seine früheren Erklärungen unhaltbar geworden waren. Allerdings war Morgans Meinungsumschwung ganz offenkundig stark von seiner geistigen Umwelt beeinflusst. Schließlich bestätigten seine Befunde lediglich etwas, wovon sein Kollege und Freund E. B. Wilson ihn fast ein Jahrzehntlang hatte überzeugen wollen. Unterstützung erhielt Wilson dabei von Morgans bemerkenswertem Team junger Mitarbeiter. Sie waren einzigartig in ihrer Vielfalt von Begabung und Wesensart und vor allem waren sie nicht mit Morgans noch aus dem 19. Jahrhundert stammenden Vorurteilen belastet. Die wichtigsten charakteristischen Eigenschaften der Angehörigen des Morgan-Teams bezeichnete Jack Schultz (1967), später selbst der Gruppe zugehörig, treffend mit folgenden Worten: „Morgans Skeptizismus und Mullers Systembildung ... Sturtevant's hervorragende analytische Fähigkeiten und Bridges' exzellente Begabung als Experimentator“. Alle jüngeren Angehörigen des Teams, die meisten von ihnen in dem kleinen „Fliegenzimmer“ zusammengepfercht, arbeiteten an Morgans Umerziehung. Wer genau unter den Vieren der Gruppe zu welcher besonderen Begründung der Chromosomentheorie beigetragen hat, ist unmöglich zu rekonstruieren und von geringer Bedeutung. Morgans Geschichtsschreiber sind Sturtevant (1965a) und Allen (1967; 1978), während Carlson (1966; 1974) und Roll-Hansen (1978b) sich vorwiegend mit Muller befassen. Aufgrund ihrer Unterschiedlichkeit ergänzten sich die Männer des Fliegenzimmers in höchst glücklicher Weise, und als Team praktizierten sie die hypothetisch-deduktive Methode mit bewundernswertem Geschick. Vermutlich lieferten nach 1911 Muller, Bridges und Sturtevant die meisten Hypothesen, aber Morgan bestand unablässig und unnachgiebig darauf, sie müßten gründlich experimentell getestet werden.

Zwar hatte Morgan selbst Crossing over und andere wesentliche Beweise zugunsten der Gentheorie entdeckt (und richtig interpretiert), doch geht aus einer ganzen Reihe indirekten Beweismaterials hervor, daß er sich etwas widerstrebend mit seiner neuen Meinung abfind und gelegentlich dazu neigte, in seine Denkweise aus der Zeit vor 1910 zurückzufallen. Noch 1926 zeigte Morgan sein physikalistisches Vorurteil, als er behauptete, die Erforscher der Vererbung erhielten alle ihre Schlußfolgerungen über das Gen „aus numerischen und quantitativen Daten ... Die Gentheorie ... leitet die Eigenschaften der Gene, soweit sie ihnen Eigenschaften zuschreibt, einzig und allein aus numerischen Daten ab“ – als ob die Lage auf dem Chromosom die einzige Eigenschaft wäre, die Gene haben!

Die Übereinstimmung der Chromosomentheorie mit den sich rasch anhäufenden genetischen Daten wird von Morgan, Sturtevant, Muller und Bridges bereits 1915 mit bemerkenswerter Endgültigkeit in ihrem Buch *The Mechanism of Mendelian Heredity* dargestellt. Es ist daher etwas verwunderlich, warum Bateson, Johannsen und andere ihren Widerstand nicht aufgaben und warum sich Morgans zwei engste Mitarbeiter, Sturtevant und Bridges, statt sie zu ignorieren, genötigt sahen, die Gültigkeit der Chromosomentheorie durch immer neue Experimente zu untermauern. Sie waren begeistert über jede scheinbare Ausnahme oder jeden Widerspruch, auf den sie stießen, da sie dann die Möglichkeit hatten zu beweisen, daß diese nichtsdestotrotz in Begriffen der Chromosomentheorie erklärt werden konnten. Man wundert sich, warum sie die Frage nicht ad acta legten und sich völlig neuen Problemen zuwandten, wie Muller dies tat. So weit ich beurteilen kann, brachte die außerordentlich sinnreich geplante und peinlich genaue Arbeit der *Drosophila*-Genetik von 1915 bis in die dreißiger Jahre keine wesentliche Revision der Sutton-Boveri-Theorie. Vielmehr bestätigte sie diese und zeigte ihre biologischen Konsequenzen auf.

Die Antwort auf die Frage, warum die Chromosomentheorie auf so viel Widerstand stieß, ergibt sich aus einem Studium der zeitgenössischen Literatur (Coleman, 1970; Roll-Hansen, 1978 b). Die Chromosomentheorie war nicht nur einer der Tausenden von Bausteinen im Gefüge des biologischen Wissens; sie war vielmehr ein Testfall für die Gültigkeit von zwei grundlegend verschiedenen Philosophien der Biologie, sie bedeutete eine Konfrontation von zwei Weltanschauungen, und zwar derselben zwei Schulen, die auch in der Frage nach dem Wesen der Befruchtung (Kontakt oder Verschmelzung) und in anderen Kontroversen des 19. Jahrhunderts (etwa über den Ursprung der Zellkerne) unterschiedlicher Meinung gewesen waren (siehe auch Coleman, 1965; Churchill, 1970). Es ist schwierig, die beiden gegnerischen Parteien in Begriffen zu beschreiben, die nicht bereits 1910 veraltet waren. Ich kann ein impressionistisches Bild vermitteln, indem ich sage, auf der einen Seite standen die Physikalisten, Verfechter der Epigenese, Embryologen und auf der anderen die Vertreter der Korpuskelthese, der Präformation, Zytologen – aber auch hier benutze ich Bezeichnungen, die schon 1910 nicht mehr angebracht waren. Zum Beispiel ist es irreführend, wenn man nach 1800 jemanden einen Präformisten nennt. Die Physikalisten waren im Prinzip extreme Reduktionisten, doch gingen sie in diesem Fall in ihrer Analyse auch nicht annähernd so weit wie die Vertreter der Korpuskeltheorie. Die Physikalisten waren Mechanisten, aber das waren die Vertreter kleinster Teilchen auch. Die Physikalisten suchten immer nach Bewegungen und Kräften; sie waren für „dynamische“ Erklärungen; sie versuchten, alles zu quantifizieren und in Zahlenwerten auszudrücken. Die Vertreter der Korpuskelthese erklärten biologische Phänomene mit qualitativ verschiedenen Partikeln, mit Begriffen wie Struktur, Form, Einzigartigkeit, historischem Wandel und Populationsaspekten. Bei ihren „physikalischen“ Erklärungen griffen sie auf Moleküle (und somit die Chemie) zurück, nicht auf Kräfte (und somit die Physik).

Man kann darüber streiten, wie man die zwei gegnerischen Lager am besten bezeichnen soll, über die grundlegenden Unterschiede in ihrer Auslegung des Wesens der organischen Materie jedoch besteht kaum ein Zweifel. Bateson, Johannsen und zuerst auch Morgan waren Physikalisten, und wenn die Chromosomentheorie der Vererbung korrekt wäre, so könnte dies als Widerlegung ihres eigenen Begriffsrahmens interpretiert werden. Dies traf sowohl im allgemeinen als auch für besondere Aspekte zu, wie ich jetzt versuchen möchte zu zeigen.

Für die Physikalisten war es ein entsetzlicher Gedanke, korpuskuläre Gene anerkennen zu müssen. Es bedeutete für sie nichts weniger als ein Wiederauflebenlassen der Präformation in einer modernisierten Form. Die Diskussion Präformation-Epigenese, ausgedrückt als Alternative zwischen einem Homunkulus und einer *vis viva*, war natürlich schon seit langem tot. Nach dem Entstehen der Embryologie (etwa 1816–1828) war der Gedanke eines Homunkulus zu absurd, um noch länger erwogen zu werden, aber auch der Glaube der Vertreter der Epigenese an eine allgemeine *vis viva* oder allgemeine Entwicklungskraft war unhaltbar geworden, nachdem die Biologen die Präzision der Vererbung verstanden hatten. Für Roux, Weismann und Boveri lag es auf der Hand, daß die Präzision der Vererbung das Postulat einer Struktur des Keimplasmas, d.h. einer strukturellen Komplexität des genetischen Materials notwendig machte, wie sie später in der Sutton-Boverischen Chromosomentheorie formuliert wurde. Daß man solche Ideen vertreten konnte, ohne in den naiven Präformismus von Bonnet zurückzufallen, war für die Physikalisten schwer zu verstehen.

Einen sogar noch überzeugenderen Grund für die Opposition lieferte die Embryologie. Die brillante Theorie einer gleichen Teilung des Erbmaterials, die Roux 1883 aufgestellt hatte, wurde bald durch seine eigene Beschreibung der Mosaikentwicklung und durch die Befunde der Zelllinienstudien scheinbar widerlegt. Eine nach der anderen schienen die embryologischen Entdeckungen der neunziger Jahre leichter mit Weismanns Theorie einer ungleichen Teilung des Keimplasmas als mit der gleichen Mendelschen Teilung erklärt zu werden. Zur Lösung des scheinbaren Widerspruchs zwischen Entwicklungsphänomenen und der Sutton-Boveri Theorie bedurfte es vieler Jahrzehnte der Analyse, und vor allem mußte man lernen, in neuen Begriffen zu denken.

Ein weiterer Grund für den Widerstand war die unrealistische Einfachheit der ersten korpuskulären genetischen Theorie. Man darf nicht vergessen, daß man zu Beginn des 20. Jahrhunderts noch nicht zwischen Genotyp und Phänotyp unterschied. Zwar war die Homunkulustheorie der Präformisten gründlich in Mißkredit geraten, doch wurde sie im Geiste manches Embryologen und Genetikers durch ein Modell ersetzt, in dem jedes Merkmal eines Organismus im Keimplasma durch einen spezifischen genetischen Faktor vertreten war. Der Genotyp war sozusagen der Phänotyp *en miniature*, nicht als Homunkulus, aber als Mosaik aus Erbteilchen (ob man sie nun Gemmulae, Pangene oder was sonst auch immer nannte), von denen jedes für eine definitive Komponente des Phänotyps verantwortlich war. Seinen Ausdruck findet dieses Denken in dem Konzept der „Merkmalseinheit“ der frühen Mendelisten. De Vries (1889) hatte ausdrücklich festgestellt, daß sich die Pangene vom Nukleus zum Zytoplasma bewegen, wo sie für die Entwicklung verantwortlich sind. Das Soma (der Körper) würde somit aus entwickelten Pangenomen bestehen. Für die Physikalisten war dies eine morphologische Auslegung der Vererbung, die sich im Prinzip nicht sehr von dem alten Homunkulus-Konzept unterschied. Batesons und Johannsens Kritik richtete sich spezifisch gegen das, wofür sie diese im Grunde morphologische Interpretation der Chromosomentheorie hielten.

Der Zusammenhang zwischen Transmission und Entwicklung, der für Weismann, Hertwig und die deutschen Embryologen rätselhaft gewesen war, spielte ebenfalls eine Rolle. Morgan und seine Gruppe beschlossen, sich mit diesen zwei Fragenkomplexen getrennt zu befassen und mit der Transmissionsgenetik zu beginnen. Bateson und andere Gegner der Chromosomentheorie setzten die Weismannsche Tradition fort und suchten nach einer genetischen Theorie, die gleichzeitig sowohl Übertragung als auch Entwicklung erklären konnte. Die Theorie des Vorhandenseins identischer Chromosomen

(mit linear angeordneten korpuskularen Genen) in den verschiedensten Geweben und Organen des Körpers schien ihnen mit den beobachteten Entwicklungsphänomenen unvereinbar zu sein.

Solange nicht zwischen Genotyp und Phänotyp unterschieden wurde, war ein Verfechter der Korpuskel-These gezwungen, in Begriffen einer Art von Präformation zu denken, die auf einer eins-zu-eins-Beziehung zwischen Erbfaktor und somatischem Merkmal beruhte. Mit der für ihn charakteristischen Konsequenz und Logik postulierte Weismann daher, es müsse für verschiedene Merkmale in allen Entwicklungsphasen verschiedene Determinanten geben, d. h. zum Beispiel nicht nur für jedes unabhängig variable Merkmal im Flügel des ausgewachsenen Schmetterlings, sondern auch für jede Eigenart der Raupe. Da man mehr oder weniger als selbstverständlich annahm, daß das genetische Material, durch Replikation und Wachstum, unmittelbar in den Phänotyp umgesetzt würde, war dies nicht nur eine logische, sondern, so könnte man sagen, auch notwendige Schlußfolgerung. Folglich mußte Castle Veränderungen im Phänotyp, die er entdeckte (und von denen wir heute wissen, daß sie durch Modifikatorgene bedingt sind) in Übereinstimmung mit der Ein-Gen-ein-Merkmal-Hypothese erklären, was ihn dazu veranlaßte, seine „Verunreinigungstheorie“ (contamination theory) vorzuschlagen (siehe unten).

Die Entdeckung von Pleiotropie und Polygenie (siehe unten) führte mit der Zeit zu einer Widerlegung (oder zumindest drastischen Veränderung) der Theorie der Merkmalseinheit. Dies trug dazu bei, die Kluft zwischen den beiden Lagern kleiner werden zu lassen, da es die Anhänger der Chromosomentheorie von dem Makel eines naiven Präformismus befreite. Doch besteht kein Zweifel daran, daß die Kontroverse mit einem mühelosen Sieg der Verfechter der Korpuskelidee endete. Ihre Theorie erhielt schließlich den Namen Molekulartheorie der Vererbung. Carlson (19721) hat recht, wenn er Muller von seiner Begriffswelt her als Molekularbiologen bezeichnet; aber er war keineswegs der erste. Eine molekulare Grundlage der Vererbung war unzweideutig vor Muller bereits von Weismann, de Vries und anderen, und zwar bereits in den achtziger Jahren des 19. Jahrhunderts, postuliert worden.

Ich muß betonen, daß die hier vorgelegte Darstellung der Kontroverse und der Positionen der beiden Lager sehr stark vereinfacht ist. Jeder Beteiligte, beispielsweise Bateson, Johannsen, Weismann, Hertwig und Morgan, besaß seine eigene, besondere Mischung von Ideen, manchmal sogar sehr unlogische und widersprüchliche Mischungen von Ideen. Und die Chromosomentheorie stand entweder mit ihrer Auffassung von der lebenden Materie in Einklang oder nicht. Wenn sie es nicht tat, so mußte man entweder versuchen, sie zu widerlegen, oder aber man mußte seit langem vertretene und gehütete Überzeugungen aufgeben. Kein Wunder, daß Bateson und Johannsen sich so dagegen sträubten.

Die Chromosomenforschung

Die Chromosomenforschung war auch in den Jahren nach Boveri und E. B. Wilson noch weiterhin außerordentlich produktiv. Die Zytogenetik, d. h. die Zusammenfassung chromosomaler und genetischer Befunde zu einem Ganzen, machte rasche Fortschritte. Dies war vor allem McClintocks Analyse der Pachytän-Chromosomen des Mais (1929), der Wiederentdeckung der riesigen Polytän-Chromosomen bei Zweiflüglern

durch Heitz und Bauer (1933), dem Studium genetischer Systeme durch C. D. Darlington, der Arbeit von M. J. D. White und der Tätigkeit einer immer stärker anwachsenden Armee von Zytologen zu verdanken. Eine neue Ära aktiver Chromosomenforschung begann in den siebziger Jahren des 20. Jahrhunderts [27].

Die wichtigsten Fortschritte auf diesem Gebiet wurden durch die Anwendung zahlreicher neuer Techniken erzielt. Beispielsweise können die Chromosomenzahlen heute durch die Quetschtechnik, durch Gewebekulturen (die vergrößerte Zellen produzieren), Eintauchen in hypotonische Lösungen (die ebenfalls zu Zellvergrößerung führen) und durch Colchicin-Behandlung (die die Spindelbildung verhindert und Chromosomen zusammenzieht) weitaus präziser bestimmt werden als früher. Die neuen Techniken hatten zum Beispiel die Revision der Chromosomenzahl beim Menschen von 48 auf 46 zur Folge. Bei vielen Forschungen, etwa der genauen Lokalisierung der Gene, die für Erbkrankheiten beim Menschen verantwortlich sind, ist die richtige Identifikation individueller Chromosomen wichtig. Die Chromosomen sind in ihrer Zusammensetzung höchst heterogen, und bestimmte chemische Behandlungen haben einen unterschiedlichen Einfluß auf die verschiedenen Komponenten, was das Auftreten von Bändern auf den Chromosomenmustern zur Folge hat. Je nach der benutzten Technik kann man Q-Bänder, G (für Giemsa)-Bänder, R-Bänder, T-Bänder und C-Bänder erkennen (siehe Caspersson und Zech, 1972). Eine völlig andere Information erhält man, wenn man Chromosomen in lebendem Gewebe mit radioaktivem Material (Tritium) kennzeichnet.

Vielleicht der wichtigste Befund dieser Forschungsarbeiten ist, daß die Prokaryonten (Bakterien und blaugrüne Algen) dasselbe genetische Material (Nukleinsäuren) besitzen wie höhere Organismen, daß dies aber nicht (wie bei höheren Organismen) in Chromosomen organisiert ist. Doch gerade, weil die Organisation der DNA (oder RNA) in diesen Mikroorganismen so viel einfacher ist, sind sie für gewisse Arten der genetischen Analyse, vor allem Genfunktion und Regulation besonders geeignet. Infolgedessen stützte sich bis in die frühen siebziger Jahre des 20. Jahrhunderts der größte Teil der Molekulargenetik auf die Forschungstätigkeit an Prokaryonten.

Ogleich heute die Struktur der DNA vieler Prokaryonten relativ gut verstanden ist, setzt das Eukaryota-Chromosom der Analyse erheblichen Widerstand entgegen (*Cold Spring Harbor Symposia*, 1978). Man weiß, daß die DNA einer Matrix von Proteinen (insbesondere Histon) angelagert (oder in sie eingebettet) ist, und vieles weist darauf hin, daß diese Proteine eine entscheidende Rolle bei der Genaktivität spielen. Doch ungeachtet der gewaltigen Menge an Fakten, die wir in den jüngsten Jahren entdeckt haben, scheint es mir, als seien wir von einer innerlich widerspruchsfreien, erklärenden Theorie der Struktur und Funktion des Eukaryonten-Chromosoms insgesamt immer noch recht weit entfernt [28]. Nachdem sich die Chromosomentheorie der Vererbung durchgesetzt hatte, bedeutete dies daher keineswegs das Ende der Chromosomenstudien, sondern den Beginn einer neuen Ära der Chromosomenforschung.

18 Gentheorien

Mit den Gesetzen der Mendelschen Genetik ließen sich die Phänomene der diskontinuierlichen Variation in hervorragender Weise erklären. Überall, wo genau definierte Merkmale auftraten (bei Erbsen etwa grün gegenüber gelb oder glatt gegenüber runzlig), waren diese Gesetze leicht anzuwenden. In den Jahren nach 1900 wurden buchstäblich Hunderte von Schriften veröffentlicht, in denen die Richtigkeit der Mendelschen Vererbung in vielen Tier- und Pflanzengruppen nachgewiesen und somit eine Mendelsche Basis für jedes beobachtbar diskontinuierlich variierende Merkmal begründet wurde.

Dennoch sträubte man sich während mehrerer Jahrzehnte allgemein dagegen, die Mendelsche Vererbung als universell anwendbar zu akzeptieren. Es wäre ein Fehler, diesen Widerstand mit Unkenntnis oder Konservatismus zu erklären, denn das wäre eine allzu grobe Vereinfachung. Tatsächlich verfügten die Gegner über Argumente, die in ihren Augen voll gültig waren. Außerdem muß um der Gerechtigkeit willen gesagt werden, daß sie keineswegs das Vorkommen der Mendelschen Vererbung überhaupt leugneten; sie widersprachen vielmehr der Vorstellung, *alle* Vererbung sei Mendelsche Vererbung. Viele dieser Gegner waren hervorragende Biologen; es ist daher wichtig, zu fragen, welche Gründe sie hatten.

Jüngere Historiker vergessen gern, daß die Vererbung für die meisten darwinistischen Zoologen und Botaniker um die Jahrhundertwende in erster Linie wegen ihrer Beziehung zum Artproblem und zur Evolutionstheorie interessant war. Daher lasen diese Darwinisten lediglich die Schriften der zwei Mendelisten, die am meisten an der Evolution interessiert waren – de Vries und Bateson –, und deren Theorien forderten unweigerlich ihren Widerspruch heraus. Predigten doch sowohl de Vries als auch Bateson, die Diskontinuität der Vererbung sei ein Beweis für die Diskontinuität der evolutionären Neubildungen. Beide waren sie Essentialisten und Saltationisten (siehe Kapitel 12), und keiner von ihnen hatte viel Vertrauen in die natürliche Auslese. Ihre Ansichten waren also mit denen der Darwinisten, die überall in der Natur Beweise für den allmählichen evolutiven Wandel sahen, unvereinbar. Die Mendelisten behaupteten, es bestehe eine enge Korrelation zwischen dem Modus der genetischen Variation (d. h. der Diskontinuität) und dem Modus der Evolution, und so sahen sich die darwinistischen Naturforscher, die davon überzeugt waren, daß die Evolution allmählich und kontinuierlich ist, in die Position gedrängt, zur Erklärung der allmählichen Evolution eine Art nicht-Mendelscher kontinuierlicher Form der Vererbung zu postulieren (Mayr und Provine, 1980)[1].

In den Augen der Naturbeobachter war die größte Schwäche der mendelistischen Position, daß sie die kontinuierliche Variation unerklärt ließ. Zu einer Zeit, in der man fast allgemein immer noch eine Dualität der Variation (kontinuierliche *und* diskontinu-

ierliche) annahm, hatte der Mendelismus, so hieß es, keine Erklärung für die quantitative Variation. Erinnern wir uns daran, daß Weismann, de Vries (1910, S. 73–74) und andere Autoren der achtziger und neunziger Jahre des 19. Jahrhunderts die quantitative Vererbung mit einer ungleichen Anzahl der von den beiden Elternteilen beigetragenen (identischen) Pangene oder Biophoren erklärten. De Vries sagte: Es „können die vorhandenen Pangene in ihrer relativen Zahl abwechseln, einige können zunehmen, andere können abnehmen oder gar fast verschwinden, lange Zeit unthätig gebliebene können wieder aktiv werden, und schließlich kann die Verbindung der einzelnen Pangene zu Gruppen möglicherweise eine andere werden. Alle diese Vorgänge werden eine stark fluktuierende Variabilität reichlich erklären“ (1910, S. 73). Diese Erklärung wurde sinnlos, als sich die Mendelsche Theorie (nur ein Element für jedes von einem der Eltern stammende kontrastierende Merkmal) durchsetzte, und so blieb die kontinuierliche Variation unerklärt. Ich kann auch in de Vries' Schriften nach 1900 keinen geeigneten Ersatz für die Theorie der ungleichen Verteilung finden.

Die Gegner der ausschließlich Mendelschen Vererbung fragten: Deutet nicht im Falle rein quantitativer Merkmale (etwa Körpergröße) die Tatsache, daß die Nachkommen intermediär sind, auf ein Fehlen diskontinuierlicher Faktoren hin? Ist dies nicht ein Hinweis, daß es zwei Arten von Vererbung gibt, die Mendelsche Vererbung für die diskontinuierliche Variation und einen anderen Vererbungsmodus für die kontinuierliche Variation? Und ist es nicht weitaus wichtiger, die Vererbung der kontinuierlichen Variation zu erklären, da dies die Variation ist, auf die sich Darwins Theorie der allmählichen Evolution gründete? Das Fehlen einer Theorie der quantitativen Vererbung führte zu einer Spaltung unter den Evolutionsbiologen; man bezeichnet die zwei gegnerischen Gruppen allgemein als die Mendelisten und die Biometriker. Allerdings gilt diese Bezeichnung eigentlich nur für die Zeit von 1900 bis 1906, die Kontroverse hatte aber bereits mit der Veröffentlichung von Batesons *Materials* im Jahre 1894 begonnen und setzte sich bis zur Synthese der Evolutionstheorie in den dreißiger und vierziger Jahren des 20. Jahrhunderts fort. Sie rief eine tiefe Spaltung in der Evolutionsbiologie hervor, die, wie gesagt, bis in unser Jahrhundert hineinreichte (Mayr und Provine, 1980). Hier standen sich zwei Philosophien gegenüber, die Mendelisten verfochten ein essentialistisches Denken und das Verhalten einzelner Erbeinheiten, wohingegen die Biometriker an Populationsphänomenen interessiert waren und holistische Interpretationen bevorzugten. Man könnte sogar so weit gehen zu behaupten, daß einige Polaritäten zwischen den Gegnern sogar bis ins 18. Jahrhundert zurückreichten. In der Tat müssen wir uns näher mit einem dieser uralten Probleme, dem der Mischvererbung, auseinandersetzen, bevor wir mit der Analyse der Ereignisse nach 1900 fortfahren können.

Mischvererbung (Blending Inheritance)

Bereits im 18. Jahrhundert wußten die Naturbeobachter und Tierzüchter, daß „sports“ (diskontinuierliche Varianten), wenn sie einmal entstanden waren, generationenlang unverändert fortbestehen konnten. Kreuzte man dagegen entweder verschiedene Arten oder domestizierte und geographische Rassen miteinander, so „mischten“ sie sich. Darwin beispielsweise benutzte das Wort „blending“ (Mischung) fast ausnahmslos im Zusammenhang mit dem Kreuzen von Arten und Rassen. Das gleiche gilt für Moritz Wagner und andere Naturforscher, die in der Zeit nach 1859 über Mischvererbung schrieben.

Dieser Ausdruck beruhte auf der richtigen Beobachtung, daß es in der F_2 -Generation der meisten Artkreuzungen sehr wenig erkennbare Mendelsche Aufspaltung gibt (siehe Kölreuter, Kapitel 14). Es muß betont werden, daß alle diese Autoren an Phänotypen dachten, und da die meisten Unterschiede zwischen den Arten höchst polygen sind, sind die Phänotypen von Art- und Rassenkreuzungen gewöhnlich weitgehend intermediär, d.h. sie „mischen sich“. Als der Ausdruck „blending“ zum ersten Mal geprägt wurde, bezog er sich auf das äußere Erscheinungsbild, auf Phänotypen.

Bedeutet dies, daß diese Autoren auch an eine Mischung oder Verschmelzung der genetischen Determinanten der beobachteten phänotypischen Merkmale glaubten? Allem Anschein nach taten sie dies, aber nur zum Teil. Darwin zum Beispiel macht viele Aussagen, bei denen er offensichtlich annahm, daß die väterlichen und mütterlichen Gemmulae bei der Befruchtung entweder verschmelzen oder sich lediglich dicht aneinander lagern konnten, bereit, sich in späteren Generationen wieder zu trennen [2]. Der Nachdruck, den Darwin auf die Häufigkeit der Reversion legt, widerspricht der Auffassung, er gehe von einem einfachen Verschmelzen (Mischen) aus. In *Origin of Species* (1859) bezieht er sich nicht weniger acht Mal auf „Rückschlag“ (reversion) (S. 13, 14, 25, 152, 160, 161, 163, und 473) und in *Variation of Animals and Plants* (1868) widmete er ihr ein ganzes Kapitel (XIII). In der zweiten Auflage dieses Werkes (1893, II, S. 23) sagt er nachdrücklich, daß es „richtiger wäre, wenn man sagte, die Elemente beider Elternarten existierten in jedem Hybriden in einem doppelten Zustand, nämlich miteinander vermischt und völlig getrennt“. An anderen Stellen erwähnt er, die Nachkommen aus Kreuzungen besäßen „reine“ und „bastardierte“ Gemmulae. Besonderen Beifall zollt er Naudins Ansicht, daß sich Elternmerkmale in den Hybriden nicht vermischten (siehe Kapitel 14). Vielleicht besser als in seinen veröffentlichten Schriften brachte Darwin seine Überzeugung einer partikulären Vererbung 1856 in einem Brief an Huxley zum Ausdruck (*MLD*, I, S. 103): „Ich neige in letzter Zeit dazu, sehr roh und vage zu erwägen, daß die Fortpflanzung durch echte Befruchtung sich als eine Art Gemisch, und nicht Verschmelzung, zweiter getrennter Individuen erweisen wird – oder eher unzähliger Individuen, da jeder Elter wiederum seine Eltern und Vorfahren hat. Auf keine andere Weise kann ich mir vorstellen, wie die gekreuzten Formen so hochgradig auf die Ahnenformen zurückschlagen“.

Es sei zugegeben, daß Darwin in seinen darauffolgenden Schriften niemals wieder die partikuläre Vererbungstheorie ganz so deutlich betonte wie in diesem Brief, aber ebensowenig übernahm er – entgegen anderslautenden Behauptungen – eine universelle Theorie der Mischvererbung. De Vries (1889) stellte richtig fest, Darwins Interpretation der Vererbung sei im großen und ganzen weit eher mit partikulärer Vererbung vereinbar als mit Mischvererbung. Doch obgleich Darwin ein zweibändiges Werk über Variation verfaßte, war er nicht in erster Linie an der Entwicklung einer genetischen Theorie interessiert und zitierte daher die Reversion weit häufiger als Beweis für gemeinsame Abstammung als Beleg für eine Vererbungstheorie. Die Bestätigung der gemeinsamen Abstammung erklärt sein starkes Interesse an dem gelegentlichen Auftreten zebraähnlicher Streifen auf den Beinen und Schultern von Pferd und Esel.

Nägeli war einer der wenigen Biologen der post-Darwinschen Zeit, der sich deutlich eine Theorie der ausschließlichen Mischvererbung zu eigen gemacht hatte (vielleicht auch Oskar Hertwig), obgleich der Glaube an Mischvererbung eine Hypothese von Gemmulae, Mizellen oder anderen als Erbmaterial dienenden Partikeln nicht ausschloß, vorausgesetzt, die von der Mutter und vom Vater stammenden Partikel ver-

schmolzen bei der Befruchtung. Alle anderen postulierten nicht nur Partikel als Vererbungsträger (von denen natürlich einige während der Befruchtung verschmelzen könnten), sondern auch, daß zumindest einige dieser Partikel unversehrt von einer Generation zur anderen weitergegeben würden (siehe zum Beispiel Galton, 1876; de Vries, 1889). Für die, wie ich glaube, zuerst von R. A. Fisher (1930) vorgebrachte Behauptung, daß Darwin und die Mehrheit der Variationsforscher vor 1900 eine Theorie ausschließlicher Mischvererbung vertreten hätten, gibt es keine Beweise (siehe auch Ghiselin, 1969; und Vorzimmer, 1970). Wie sehr man zu jener Zeit um dies Problem gewußt hat, geht aus einer Bemerkung des amerikanischen Embryologen E. G. Conklin im Jahre 1898 hervor: „Viele andere Phänomene, insbesondere die partikuläre Vererbung, die unabhängige Variabilität von Teilen, und die erbliche Weitergabe latenter und erkennbarer Merkmale, kann gegenwärtig nur unter Bezugnahme auf ultra-mikroskopische strukturelle Einzelheiten erklärt werden“ (aus Carlson, 1966, S. 18). Die Theorie der partikulären Vererbung, d. h. die Theorie, daß die von den Eltern weitergegebenen genetischen Faktoren nach der Befruchtung nicht miteinander verschmelzen, sondern während des gesamten Lebenszyklus ihre Unversehrtheit beibehalten, hatte sich vor 1900 in breiten Kreisen durchgesetzt; deshalb ist es irreführend zu sagen, die wichtigste Auswirkung der Wiederentdeckung von Mendels Werk im Jahre 1900 sei die Substituierung eines universellen Glaubens an Mischvererbung durch einen solchen an eine partikuläre Vererbung gewesen. Viele Autoren, einschließlich Darwins, vertraten eine gemischte Theorie. Der Glaube an Mischvererbung spielte, so scheint mir, in dem Widerstand gegen den Mendelismus nach 1900 nur eine untergeordnete Rolle. Fisher und andere, die seine Interpretation übernahmen, vergaßen, daß man vor 1900 nicht zwischen Genotyp und Phänotyp unterschied, daß der Ausdruck „Mischung“ herkömmlicherweise für ein intermediäres Aussehen der Phänotypen benutzt wurde, insbesondere bei Artkreuzungen, und daß dies nicht unbedingt auf eine bestimmte Auffassung vom Verhalten des genetischen Materials schließen ließ.

Es erweist sich daher als notwendig, einen zweiten wichtigen Punkt zu klären, der in der frühen Mendelistischen Epoche und davor viel Verwirrung stiftete; den Unterschied zwischen Phänotyp und Genotyp.

Der Unterschied zwischen Phänotyp und Genotyp

Die Erörterung der Mischvererbung hat deutlich gemacht, wie wichtig es ist, zwischen dem Genotyp (dem Erbgut eines Individuums) und dem Phänotyp (dem Körper, zu dem sich dieser auf Grund seines Genotyps entwickelt hat) zu unterscheiden.

Fast der einzige Autor des 19. Jahrhunderts, der sich mit dieser Unterscheidung befaßte, war Galton. Der von ihm geprägte Ausdruck „stirp“ (Gesamtheit der Erbanlagen) wie auch der von ihm neu definierte Ausdruck „heredity“ bezogen sich eindeutig auf den Genotyp, und mit seiner Metapher „nature versus nurture“ („Natur kontra Erziehung“) betonte er den Unterschied. Doch weder Darwin, noch die Autoren der nachdarwinschen Zeit beschäftigten sich in ihren Schriften ausführlich mit diesem Problem. Als im Jahre 1900 die Wissenschaft der Genetik geboren wurde, war die Unterscheidung zwischen Phänotyp und Genotyp noch nicht deutlich getroffen, weder terminologisch noch begriffsmäßig; eine Ausnahme bildete lediglich Weismanns Keimplasma und Soma. Für de Vries war das Individuum als Ganzes nichts anderes als eine vergrößerte

Version des ursprünglichen Satzes von Pangenien im Zellkern des befruchteten Eis (Zygote). Deshalb kümmerte es ihn nie, ob sich sein Terminus „Mutation“ auf den Phänotypus oder auf das diesem zugrundeliegende Keimplasma bezog.

Den Tier- und Pflanzenzüchtern war jedoch während dieser ganzen Zeit klar, daß es keinen solch starren genetischen Determinismus gibt, wie er de Vries' Konzept zugrundeliegt. Viele Merkmale, etwa die Fruchtgröße bei Tomaten, werden sowohl von der genetischen Konstitution als auch von Umweltfaktoren beeinflusst.

Der erste, der die Notwendigkeit einer terminologischen Unterscheidung erkannte, war der dänische Genetiker Wilhelm Johannsen (1857–1927). Johannsens Lebenslauf und Ausbildung waren recht ungewöhnlich. Er war weitgehend Autodidakt, als Jugendlicher erhielt er seine Ausbildung überwiegend in pharmazeutischen und chemischen Laboratorien. Als er sich schließlich der Pflanzenphysiologie zuwandte, betonte er – wie Galton, den er sehr bewunderte – quantitative Methoden und statistische Analyse. Auch war er überzeugter Essentialist. Es beunruhigte ihn, daß er bei Bohnen, die er nach einigen Generationen der Selbstbefruchtung erhielt, und die mutmaßlich genetisch identische (und weitgehend homozygote) Bohnen ergeben sollten, auf beträchtliche Größenvariation stieß. Um von dieser Variation wegzukommen, bezeichnete er den statistischen Mittelwert der Stichprobe als den „Phänotyp“: „Darum habe ich einen statistisch ... abgeleiteten Typus als Erscheinungstypus, *Phänotypus* bezeichnet ... Ein gegebener Phänotypus mag Ausdruck einer biologischen Einheit sein; er braucht es aber durchaus nicht zu sein. Die in der Natur durch variationsstatistische Untersuchungen gefundenen Phänotypen sind es in den allermeisten Fällen nicht!“ (1909, S.123). Aus seiner Ausdrucksweise wie auch aus seiner Diskussion geht deutlich hervor, daß Johannsen die „reine Essenz“ finden wollte, daher seine Suche nach „reinen Linien“. Spätere Autoren hielten diese typologische Definition für wenig brauchbar und definierten den Phänotypus neu als die realisierten Merkmale eines Individuums [3]. Die Termini von Johannsen wurden beibehalten, doch kommt die moderne Verwendung der Worte Phänotypus und Genotypus tatsächlich Weismanns Somatoplasma und Keimplasma näher.

Nachdem Johannsen das Wort „Gen“ geprägt hatte (siehe Kapitel 17), kombinierte er es mit der Wurzel „Typ“, um als Gegenstück zu dem Ausdruck *Phänotyp* das Wort *Genotyp* zu bilden. „Genotyp“ bezieht sich auf die genetische Konstitution der durch die Vereinigung von zwei Gameten gebildeten Zygote: „Diese Konstitution bezeichnen wir also mit dem Wort Genotypus. Das Wort ist von jeder Hypothese gänzlich unabhängig; *Tatsache*, nicht Hypothese ist es, daß verschiedene, durch Befruchtung gebildete Zygoten derartig verschiedene Beschaffenheit haben können, daß – selbst bei ganz gleicher Lebenslage – phänotypisch verschiedene Individuen sich entwickeln können“ (1909, S.165–170). Doch im großen und ganzen verstand Johannsen den Genotyp einer Population oder Art völlig typologisch. Woltereck (1909) schlug etwa zur selben Zeit einen anderen Terminus vor, um die wichtige Einsicht auszudrücken, daß derselbe Genotyp unter verschiedenen Umweltbedingungen recht verschiedene Phänotypen hervorbringen kann. Was vererbt wird, sagte Woltereck, ist lediglich eine *Reaktionsnorm*, die Prädisposition, auf einen beliebigen Satz von Umweltgegebenheiten in spezifischer Weise zu reagieren.

Völlig verstanden wurde der fundamentale Unterschied zwischen Genotyp und Phänotyp jedoch erst, als man entdeckte (1944–1953), daß der Genotyp aus DNA und der Körper aus Proteinen (und anderen organischen Molekülen) besteht. In den frühen Jahren der Genetik hielt die erhebliche Verwirrung in diesem Punkt noch weiter an, nicht

einmal Johannsen war davon ausgenommen. Die fehlende Unterscheidung zwischen Genotyp und Phänotyp lag vielen der großen Streitfragen in der Geschichte der Evolutionsbiologie zugrunde, zum Beispiel allen Kontroversen über Mischvererbung und über das Wesen der Mutation. In der Tat ist eine klare Unterscheidung zwischen Ausstattung (Erbgut, Genotyp) und sichtbarer Erscheinung (Phänotyp) notwendige Voraussetzung für die endgültige Widerlegung der indirekten Vererbung. Es ist kein Zufall, daß Johannsen selbst entscheidend zu dieser Widerlegung beitrug; allerdings wurde ihm dies dadurch erleichtert, daß er bei der Wahl seiner Versuchspflanze außerordentliches Glück hatte [4].

Johannsen wählte eine selbstfertile Pflanze aus, die Gartenbohne (*Phaseolus vulgaris*). Da sich die Pflanzen dieser Species gewöhnlich selbst befruchten, sind sie hochgradig homozygot. Als Hauptzuchtmaterial griff Johannsen 19 Pflanzen heraus, die das Produkt mehrerer Generationen der Selbstbefruchtung waren. Innerhalb jeder dieser „reinen Linien“ zog er Nachkommen von der größten und von der kleinsten Bohne. Es erwies sich, daß die Variation innerhalb beider Gruppen von Nachkommen praktisch identisch war, unabhängig davon, welche Größe die Elterngeneration gehabt hatte. Mit anderen Worten: die Genotypen der großen und der kleinen Bohnen innerhalb einer reinen Linie waren dieselben, die beobachteten Unterschiede waren phänotypische Reaktionen auf variierende Umweltbedingungen. Ein wichtiger Aspekt von Johannsens Arbeit war die Präzision, mit der er Tausende von Bohnen maß und wog, wie auch die sorgfältige statistische Analyse seiner Befunde. Die Folgerung war unausweichlich: die Größenunterschiede, die durch Unterschiede in der Züchtung (Dünger, Licht, Wasser usw.) bedingt sind, können nicht an die nächste Generation weitergegeben werden. Es gibt keine Vererbung erworbener Eigenschaften. Da der Phänotyp das Resultat eines Zusammenwirkens zwischen Genotyp *und* Umwelt ist, kann man ihn nicht als eine exakte Widerspiegelung des Genotyps betrachten.

Johannsens interessante Versuche mit reinen Linien hatten sehr widersprüchliche Auswirkungen auf die Biologie. Einerseits trugen sie dazu bei, die zu jener Zeit noch mächtige und weitverbreitete Lehre von der indirekten Vererbung zu erschüttern, andererseits aber zitierten Johannsen selbst und andere die Experimente unglücklicherweise auch als Beweis für die Wirkungslosigkeit der natürlichen Auslese (siehe Kapitel 12).

Konkurrierende Vererbungstheorien

Nachdem die beiden Fragen Genotyp-Phänotyp und Mischvererbung geklärt sind, haben wir nunmehr die Grundlage geschaffen, um die Gründe für den Widerstand gegen die These der universellen Gültigkeit der Mendelschen Vererbung zu erörtern. Hier spielt die Existenz konkurrierender Vererbungstheorien eine große Rolle. Als die Mendelschen Gesetze im Jahre 1900 wiederentdeckt wurden, fanden sie keinen leeren Raum vor. Vielmehr existierten bereits mehrere andere Theorien – insbesondere drei wichtige, die besser in der Lage zu sein schienen, die allmähliche Darwinsche Evolution zu erklären, als der Mendelismus.

Galtons Gesetz des ancestralen Erbgutes

Darwins Vetter Francis Galton entwickelte nach 1875 seine frühe Vererbungstheorie weiter (siehe Kapitel 16). Praktisch als einziger unter den ersten Vererbungsforschern interessierte er sich für die Populationsaspekte der genetischen Variation. Im Gegensatz zu Hybridenzüchtern und Mendelisten konzentrierte er sich auf quantitative Merkmale, wie Körpergröße und Hautfarbe. Er hatte beobachtet, daß der Mittelwert solcher Merkmale in einer Population im großen und ganzen von einer Generation zur nächsten derselbe blieb. Die größten Männer hatten im Durchschnitt Kinder, die kleiner waren als der Mittelwert der Größe dieser Männer und ihrer Frauen. Ihre Nachkommen kehrten zu dem Populationsmittelwert zurück. Umgekehrt zeigten die Nachkommen der kleinsten Männer eine Aufwärts*regression* zum Populationsmittelwert. Galtons zugrundeliegende Überlegung ging dem gesunden Menschenverstand leicht ein. Galton sagte, jeder Mensch erhalte etwa die Hälfte seiner Erbanlagen von seinem Vater, die andere Hälfte von seiner Mutter. Wenn man nun dieselbe Überlegung für die Generation der Großeltern anstelle, so erhalte jemand ungefähr ein Viertel seines Erbgutes von jedem seiner Großeltern, ein Achtel von jedem seiner Urgroßeltern und so weiter. Der Beitrag eines Vorfahren würde somit in jeder Generation halbiert. Man bezeichnete dies später als Galtons Gesetz des ancestralen Erbgutes [5].

Auf den ersten Blick schien Galtons Auslegung der Vererbung die kontinuierliche Variation weit besser zu erklären als die Mendelsche Spaltung. Selbst Darwinisten wie Weldon und Pearson, die von Darwins Konzept der allmählichen Evolution überzeugt waren; entschieden sich für Galton, wenn sie zwischen einer Theorie der diskontinuierlichen und einer der kontinuierlichen Vererbung zu wählen hatten (obgleich Galton selbst an sprunghafte Evolution glaubte; siehe Kapitel 12). Galtons Gesetz des ancestralen Erbgutes besaß, auch nach seiner Abänderung durch Pearson, zahlreiche Schwächen, unter anderen die, daß es rein deskriptiv war und eigentlich überhaupt keine kausale Erklärung lieferte; oder, daß es keinerlei Voraussagen erlaubte. Galtons schwerster Fehler jedoch war, daß er Aussagen, die für den Genotyp als Ganzes statistisch richtig waren, auf den Vererbungsmodus individueller Merkmale übertrug. Zwar ging er davon aus, daß Partikel die materielle Basis der Vererbung darstellten (siehe Kapitel 16), doch behandelte er sie bei seinen Überlegungen so, als ob sie sich vermischten. Die Erzeugung homozygoter Rezessiver aus heterozygoten Eltern (die ihrerseits von heterozygoten Großeltern stammten) war mit Galtons Gesetz nicht zu erklären und war daher eindeutig die Widerlegung dieses Gesetzes. Mit Hilfe dieses Gesetzes läßt sich die wahrscheinliche Ähnlichkeit eines Individuums mit seinen Vorfahren relativ gut beschreiben, aber auf einzelne Erbfaktoren ist es nicht anwendbar. Doch dauerte es geraume Zeit, bis man das völlig verstanden hatte; umgekehrt konnte der Mendelismus sich nicht universell durchsetzen, solange Galtons Gesetz noch Anhänger hatte.

Selbst nach Weldons Tod im Jahre 1906 und nachdem Pearson (gestorben 1936) und Galton (gestorben 1911) sich anderen Gebieten zugewandt hatten, blieb das Problem der Vererbung kontinuierlicher Variation noch lange umstritten. Gewiß hatte der britische Mathematiker Yule (1902, S.234–235) in einer prophetischen Schrift angedeutet, die kontinuierliche Variation könne durch das Zusammenwirken multipler Faktoren bedingt sein, doch blieb diese Erklärung von seinen Zeitgenossen unbeachtet (siehe unten).

Die Contamination Theory

Die Bemühungen um eine nicht-Mendelsche Erklärung der kontinuierlichen Variation hielten noch viele Jahre weiter an. Einer der einflußreichsten Experimentatoren der Frühzeit der Genetik, William E. Castle, beobachtete, daß Albino-Meerschweinchen, die von einer Kreuzung mit einem schwarzen Großelter abstammten, an den Extremitäten und gelegentlich auch an anderen Stellen eine stärkere Pigmentierung aufwiesen als Albinos aus einem reinerbigen Stamm. Er stellte daher die Theorie auf, in den Heterozygoten fände während der Meiose eine gewisse „Verunreinigung“ (*contamination*) des weißen Erbfaktors durch den schwarzen statt (und umgekehrt), so daß die Nachkommen in geringem Maße intermediäre Merkmale aufwiesen. Dies war die letzte Theorie der „indirekten Vererbung“, die von einem angesehenen Genetiker vorgeschlagen wurde. Eine solche gegenseitige Beeinflussung alternativer Merkmale würde natürlich beträchtlich dazu beitragen, die kontinuierliche Variation zu erklären, und war daher für die Darwinisten eine willkommene Theorie. Castles *Contamination Theory* führte zu einer Kontroverse mit Morgan und seinen Schülern, insbesondere Muller.

Castle gab seine Theorie auf, als ein entscheidendes Rückkreuzungsexperiment seine Voraussagen nicht bestätigte (1919). Seine Theorie hatte sich auf das Konzept der Merkmalseinheit der frühen Mendelisten, insbesondere Batesons, gestützt, wonach jedes Merkmal durch einen einzigen, spezifischen, genetischen Faktor kontrolliert wird. Wenn das Merkmal variierte, wie bei Castles Kreuzungen, so mußte dies durch eine Modifikation des genetischen Faktors bedingt sein. Die multifaktorielle Theorie (siehe unten) hatte zur Folge, daß die Theorie der Merkmalseinheit aufgegeben wurde; ein einzelnes Merkmal kann durch mehrere, wenn nicht viele Gene beeinflusst (verändert) werden.

Die zytoplasmische Vererbungstheorie

Nach der Widerlegung von Castles Gen-Verunreinigungstheorie blieb noch eine letzte Theorie übrig, die die kontinuierliche Variation auf nicht-Mendelsche Weise zu erklären suchte. Nach dieser Theorie wurde die kontinuierliche Variation durch eine spezielle „Artsubstanz“ verursacht, deren Träger vielleicht das Zytoplasma war, und die von Mendels diskontinuierlichen Genen völlig unabhängig war.

Nur langsam wurde der Gedanke, daß eine uniforme Artsubstanz von einer Generation zur anderen weitergegeben wird, von der Theorie verdrängt, daß die Vererbung durch partikuläre, auf Chromosomen liegende Gene kontrolliert wird. Viele Beobachtungen, die man in dem Zeitraum von den achtziger Jahren des 19. Jahrhunderts bis in die zwanziger Jahre des 20. Jahrhunderts machte, schienen durch das Postulat einer relativ einheitlichen, diffusen, artspezifischen Erbsubstanz, die vermutlich im Zytoplasma lokalisiert war und neben den chromosomalen Genen existierte, besser erklärt zu werden. Nach dieser Vorstellung waren die Chromosomen die Träger diskontinuierlicher Merkmale, wofür de Vries' und Morgans Mutationen als Beispiele dienten, während der Träger der kontinuierlichen, wie auch der für die „wahre Natur“ der Arten verantwortlichen Variation das Zytoplasma war. Solche Ideen erfreuten sich bei den Embryologen einiger Beliebtheit. Beobachtung und Experiment hatten wiederholt gezeigt, daß das Zytoplasma des reifen Eies eine komplexe Organisation aufwies, die den Haupteinfluß auf die frühe Entwicklung zu haben schien. Neuere Forschungen haben diese Beobachtun-

gen vollauf bestätigt. Aufgrund dieser Tatsache schwenkte Roux von gleicher zu qualitativer Zellteilung um. Erst sehr viel später wurde entdeckt, daß diese Organisation des Zytoplasmas von Genen kontrolliert ist, welche während der Bildung des Eis (solange es noch im Ovarium ist) aktiv sind. Jedenfalls brachten viele Biologen, von Wilhelm His (1874, S. 152) bis zu Jacques Loeb, im Jahre 1916 offen ihre Zweifel daran zum Ausdruck, ob der Zellkern irgendetwas mit der frühen Entwicklung oder dem Wesen der Art zu tun hätte. Auch Boveri, der selbst den entscheidenden Beweis zugunsten der wichtigen Rolle des Zellkerns beigetragen hatte (siehe Kapitel 17), machte weiterhin Vorbehalte (1903, S. 356). Die Artmerkmale, meinte er, ließen sich in solche Merkmale einteilen, die mit der Chromosomenvererbung erklärt werden können, und in andere, die die Zuteilung einer Art zu einem höheren Taxon bestimmten; deren Vererbung aber schien ihm eine offene Frage aufzuwerfen. Viele Biologen in der Zeit vor 1930 unterschieden bei der Vererbung einen Teil, der von dem Zellkern, und einen anderen Teil, der vom Zytoplasma kontrolliert wird. Sogar E. Baur (1929), der konsequenteste Darwinist unter den Genetikern des europäischen Kontinents, ließ die Frage unbeantwortet, ob man die Merkmale der höheren Taxa in derselben Weise erklären könne wie die Artmerkmale. An der Variation solcher Merkmale schien nichts Mendelistisches zu sein.

Die Verfechter der zytoplasmischen Vererbung konnten einige scheinbar gültige Argumente vorweisen. Der auffallende Effekt des Eizytoplasmas in den frühen Stadien der Embryogenese wurde insbesondere von jenen Forschern hervorgehoben, die, wie Conklin und Guyer, an Arten mit sehr ungleichen Furchungsteilungen arbeiteten. Die Naturforscher bemerkten, daß die Art von Mutationen, mit denen Morgan arbeitete (wie Weißäugigkeit, gelbe Körperfarbe, fehlende Borsten, Stummelflügel und so weiter) nicht nur bei *Drosophila melanogaster*, sondern auch bei anderen *Drosophila*-Arten auftrat, wohingegen es – so behaupten sie – keinen Beweis für eine chromosomale Vererbung solch subtiler Merkmale gäbe, durch die sich Arten voneinander unterschieden. Die Gegner der ausschließlichen chromosomalen Vererbung konnten sich nicht vorstellen, daß das reiche Repertoire an Erbmerkmalen auf die außerordentlich kleine Masse der Chromosomen beschränkt sein könnte. Winkler (1924) gibt eine gute Zusammenfassung der Beweisführung für eine zytoplasmische Vererbung.

Vor allem Botaniker entdeckten so viele Phänomene, die eine zytoplasmische Vererbung zu fordern schienen, daß Wettstein (1926) vorschlug, das in dem Zytoplasma gelegene genetische Material, im Gegensatz zu dem im Zellkern gelegenen *Genom*, als *Plasmon* zu bezeichnen. Zahlreiche Botaniker, vor allem in Deutschland, entdeckten genetische Wirkungen des Zytoplasmas, zu ihnen gehörten Correns (*Mirabilis* und andere Gattungen), Michaelis (*Epilobium*), Schwemmle (*Oenothera*), Oehlkers (*Streptocarpus*), Wettstein (Moose) und andere [6]. In diesem Milieu interpretierte Goldschmidt einige seiner Befunde an *Lymantria* ebenfalls als durch zytoplasmische Vererbung bedingt. Das Gewicht, das man der zytoplasmischen Vererbung in Deutschland beimaß, war deutlich ein Nachhall des starken Interesses an Entwicklungserscheinungen, das für die deutsche Vererbungsforschung während der achtziger und neunziger Jahre des 19. Jahrhunderts bezeichnend gewesen war. Rückblickend wird deutlich, daß die Zeit für ein Studium zytoplasmatischer Phänomene noch nicht reif war, und daß die deutsche Genetik, trotz der beträchtlichen Zahl beteiligter Forscher, einen viel kleineren Beitrag zum Verständnis der Transmissionsgenetik leistete als Bateson, Cuénot, Castle oder die Morgan-Schule, die der Frage der zytoplasmatischen Vererbung aus dem Weg gingen.

Die These, das Zytoplasma leiste einen wichtigen, allgemeinen, unabhängigen Beitrag zur Vererbung, wurde schließlich auf verschiedene Weisen widerlegt (Wilson, 1925). Zunächst durch einige theoretische Überlegungen:

1. Es gibt bei der Teilung des Zytoplasmas nichts, was der außerordentlichen Präzision bei der Teilung des chromatischen Kernmaterials entspricht.
2. Trotz des enormen Unterschieds in der Zytoplasmamenge männlicher und weiblicher Gameten bei vielen Arten, war nachgewiesen worden, daß der Beitrag von Vater und Mutter zur genetischen Konstitution der Nachkommen grundlegend identisch ist (etwa durch reziproke Hybridisierung). Boveri (1889) demonstrierte das mit besonderer Eleganz; es gelang ihm, kernlose Fragmente des großen Eis einer Seeigelgattung mit dem Sperma einer anderen Gattung zu befruchten; der sich entwickelnde Embryo zeigte rein väterliche Merkmale, während echte Hybridenembryonen zwischen beiden Gattungen intermediär waren.
3. Die Reduktionsteilung der reifenden weiblichen Gameten (Eizellen) betrifft lediglich das chromatische Material, nicht das Zytoplasma. Dagegen enthalten die sich entwickelnden Spermatozoen kaum Zytoplasma, so daß eine gewaltige Ungleichheit von mütterlichem und väterlichem Zytoplasma, aber völlige Gleichheit bei der vom Vater und von der Mutter stammenden genetischen Ausstattung besteht.

Wichtiger als diese theoretischen Überlegungen war die Entdeckung, daß die scheinbaren Ausnahmen doch mit chromosomaler Vererbung zu erklären waren. Eine solche Ausnahme ist als *verzögerte Mendelsche Vererbung* bekannt. Wenn eine große Masse Eizytoplasma vorhanden ist, werden die ersten Entwicklungsschritte zuweilen von Faktoren im Zytoplasma kontrolliert, die natürlich das Produkt des mütterlichen Individuums sind. Zum Beispiel wird die Richtung der Windungen bei Schneckengehäusen – entweder rechtsgewunden (im Uhrzeigersinn) oder linksgewunden (entgegen dem Uhrzeigersinn) – bei der ersten Furchungsteilung festgelegt und von dem Zytoplasma des Eis bestimmt. Schließlich konnte aber nachgewiesen werden, daß die Richtung der Windungen in Wirklichkeit von einem Gen kontrolliert wird, das noch vor der Befruchtung auf das Ei im Eierstock einwirkt, und daß Rechtsgewinde gegenüber Linksgewinde dominant ist, zumindest bei *Limnaea peregra*, an der die klassischen Studien über diese Frage durchgeführt wurden (Boykott und Diver, 1923). Ein Weibchen mit linksgewundenem Gehäuse, das von einem Männchen mit dextralem Gehäuse befruchtet worden ist, wird sinistrale Nachkommen haben, diese aber bringen wegen des Einflusses des dominanten dextralen väterlichen Gens bei der Bildung des Eizytoplasmas ihrerseits alle wieder Nachkommen mit dextralem Gehäuse hervor. In den Lehrbüchern der Genetik wird über viele Fälle solch verzögerter (sich gelegentlich über mehrere Generationen erstreckender) Mendelscher Vererbung berichtet, die auf den ersten Blick auf zytoplasmatische Vererbung hinzudeuten scheinen.

Ein zweites Phänomen, das als Beweis für zytoplasmatische Vererbung angeführt wurde, ist der Einschluß von Chlorophyllkörnern und anderen Plastiden und Organellen in Pflanzenzellen, die ihre Merkmale in geringerem oder stärkerem Maße unabhängig vom Zellkern vererben. In der Tat besitzen einige dieser Elemente ihr eigenes genetisches Material (DNA), anscheinend ein Erbe ihres evolutionären Ursprungs. Ein solches von mütterlicher Seite vererbtes plastides Merkmal bei bestimmten Pflanzenarten ist die Variegation. Organellen in tierischen Zellen, etwa Mitochondrien, können ebenfalls ihre eigene DNA haben. Nichtsdestoweniger stehen diese Erscheinungen

nicht grundlegend im Widerspruch zur Chromosomentheorie der Vererbung. Das gleiche gilt für die interessanten, von Sonneborn entdeckten Phänomene, die auf eine recht erhebliche Autonomie gewisser zytoplasmatischer Strukturen von Protozoen (Ciliaten) hinweisen.

Eine dritte Gruppe von Erscheinungen, von denen man zeitweilig annahm, sie seien Beweise für zytoplasmatische Vererbung, ist die Infektion gewisser Gewebe mit Mikroorganismen, die während der Gametenbildung an die Gameten weitergegeben werden. Dazu gehören Erscheinungen wie das „petite colonie“-Phänomen, das Ephrussi (1953) bei der Hefe entdeckte, Sonneborns Kappafaktor bei *Paramecium*, ein Geschlechterverhältnis-Faktor bei *Drosophila*, der Sterilitätsfaktor bei *Culex* (Laven) und andere.

Für alle diese Phänomene, die zunächst eine zytoplasmatische Vererbung zu beweisen schienen, konnte man sukzessiv zeigen, daß sie mit der Gen-Chromosomen-Theorie erklärbar sind. Endgültig wurden alle Aspekte möglicher zytoplasmatischer Vererbung geklärt, als man das Zytoplasma mit Hilfe der Elektronenmikroskopie und, im Zusammenhang damit, mit chemischen Methoden in seine Elemente zerlegen konnte. Das bedeutet nicht, daß das Kapitel der Genetik des Zytoplasmas heute bereits abgeschlossen ist. Das Zytoplasma spielt bei der Entwicklung und Regulation der Genaktivität eine wichtige Rolle. In der Tat gibt es Anzeichen dafür, daß das komplizierte Gefüge des Zytoplasmas eine größere Rolle spielt als man heute annimmt. Auch ist es möglich, wenn nicht sogar wahrscheinlich – und Sonneborns Forschungen unterstützen zweifelsohne diese Ansicht –, daß dieses Zytoplasmagefüge zum Teil artspezifisch und an vielen Zellprozessen beteiligt ist. Der alte Gedanke, daß das Zytoplasma für die Vererbung von Bedeutung ist, ist somit nicht tot; allerdings hat er eine erhebliche Wandlung durchgemacht.

Die Mendelsche Erklärung der kontinuierlichen Variation

In dem Maße, wie die nicht-Mendelschen Erklärungen der kontinuierlichen Variation eine nach der anderen als falsch nachgewiesen wurden, mußte man unvermeidlich den Schluß ziehen, daß die kontinuierliche Variation im Rahmen der diskontinuierlichen Mendelschen Vererbung erklärt werden müsse. Die Lösung wurde möglich, als man erkannte, daß ein einzelner Aspekt des Phänotypus von an mehreren verschiedenen Loci gelegenen Genen kontrolliert werden kann. Dies war in der Tat bereits in allen Einzelheiten von Mendel herausgearbeitet worden (1866, S. 36), als er das Resultat einiger seiner Artkreuzungen (z. B. *Phaseolus nanus* \times *Ph. multiflorus*) sowie von Gärtners Artkreuzungen erläuterte. Sogar Bateson erkannte dies als mögliche Lösung des Konflikts: „Wenn es auch nur nicht mehr als, sagen wir einmal, vier oder fünf Paare möglicher Allelomorphe gäbe, so könnten die verschiedenen homo- und heterozygotischen Kombinationen, aneinandergereiht, eine solch enge Annäherung an eine kontinuierliche Kurve ergeben, daß man“ für zwei, drei, vier oder viele Gene, die ein einzelnes Merkmal beeinflussen, etwa den Wuchs, „keine Reinheit [d. h. Diskontinuität] der Elemente vermuten würde und ihre Entdeckung praktisch unmöglich wäre“ (1901, S. 234–235). Er schloß: „Die diskontinuierliche Variation muß unmerklich in die kontinuierliche Variation übergehen, einfach aufgrund der zusammengesetzten Natur der Mehrheit der Merkmale, mit denen man es zu tun hat.“ Doch dauerte es lange, bis die Tatsache, daß die Vererbung

der kontinuierlichen Variation mit denselben getrennten Mendelschen Faktoren erklärt werden kann wie die diskontinuierliche Variation, von den Gegnern des Mendelismus akzeptiert wurde.

Der erste, der experimentell nachwies (1908–1911), daß quantitative Merkmale, die kontinuierliche Variation ergeben, auf strikt Mendelsche Weise vererbt werden können, war der schwedische Pflanzenzüchter Nilsson-Ehle. Bei einer Kreuzung zwischen zwei Weizenvarietäten, einer mit roten und einer mit weißen Samen, erhielt er in der F_1 - und F_2 -Generation ausschließlich Pflanzen mit roten Samen. Als er die Pflanzen der F_2 miteinander befruchtete, trat in der F_3 eine sehr sonderbare Aufspaltung auf (zu Einzelheiten, siehe Genetiklehrbücher). Nilsson-Ehles Befunde stimmten mit der Hypothese überein, daß die Färbung von drei getrennten Genen kontrolliert werde, die unabhängig voneinander vererbt werden. Später stellte sich heraus, daß Nilsson-Ehle Glück gehabt hatte, als er diese Frage am Weizen studierte, da diese Getreidepflanze ein Hexaploid ist, d. h. ein Polyploid mit drei Chromosomensätzen, von denen jeder ein farbkontrollierendes Gen besitzt. Doch fand er später noch andere, nichtpolyploide Fälle, in denen ein einzelnes Merkmal von zwei oder drei getrennten Genen beeinflusst wurde. East (1910) kam aufgrund seiner Untersuchungen an Mais unabhängig zu derselben Interpretation der kontinuierlichen Variation, und auch Davenport (1910) gelangte durch das Studium der Hautfarbe des Menschen zu demselben Schluß [7]. Heute weiß man, daß die Zahl getrennter Gene, die ein einzelnes Merkmal kontrollieren, sehr groß sein kann. Die Mäusegenetiker zum Beispiel sind der Ansicht, daß jedes Fellfarbgen der Maus gleichzeitig auch die Körpergröße beeinflusse.

Der bemerkenswerte Effekt der multifaktoriellen Vererbung besteht darin, daß sie die diskontinuierliche Variation des Genotyps zur kontinuierlichen Variation des Phänotyps werden läßt. In dem Fall von Nilsson-Ehles Weizen etwa, war die rote Farbe umso tiefer, je mehr dominante Gene für rot in der Pflanze vorhanden waren. In einer Population, in der die verschiedenen Individuen von homozygot rezessiv für alle roten Gene (also überhaupt keine roten Gene besitzend) bis zu homozygot dominant für alle drei Gene reichen können, besteht eine kontinuierliche Reihe immer tieferer Rotfärbung. Fügt man dieser Reihe Komponenten nicht-genetischer phänotypischer Variation hinzu, so ergibt sich eine gleichmäßige Kurve kontinuierlicher Variation, obgleich die genetische Basis dieser Variation aus getrennten, d. h. diskontinuierlichen, Mendelschen Faktoren besteht. Das Rätsel der genetischen Grundlage der kontinuierlichen Variation war endlich gelöst.

Die Expressivität fast jedes Gens, insbesondere die eines Gens mit quantitativen Auswirkungen, kann durch andere Gene modifiziert werden. Ein typisches Beispiel sind die Gene, die die Stärke der Pigmentierung bei Castles Haubenratten (hooded rats) modifizierten. Modifizierende Gene sind in der Evolution besonders wichtig, da sie zum einen leicht auf die Auslese reagieren und zum anderen die Populationen mit der notwendigen Flexibilität zur Reaktion auf plötzliche Umweltveränderungen ausstatten. Der Kern der multifaktoriellen (polygenen) Vererbung ist, daß eine einzelne Komponente des Phänotyps (ein einziges Merkmal) von mehreren unabhängigen Genloci beeinflusst werden kann. Fälle multifaktorieller Vererbung wurden bereits sehr früh in der Geschichte der Genetik entdeckt, beginnend mit Mendel (eine seiner *Phaseolus*-Kreuzungen). Ein berühmter Fall ist der des Walnuß-Kamms bei Hühnern, von dem Bateson und Punnett 1905 nachwiesen, daß er durch die wechselseitige Beeinflussung der Loci für Erbsen-Kamm und Rosen-Kamm entstanden war; sie entdeckten ebenfalls einen

Fall von Polygenie bei der Zuckererbse. Dennoch sträubten sich die Evolutionisten dagegen, die Hypothese der multifaktoriellen Vererbung der kontinuierlichen Variation anzunehmen. In ihren Augen war sie willkürlich und *ad hoc* aufgestellt worden, um eine Schwäche der Mendelistischen Interpretation zu verbergen.

Zwar wurden ab 1905 wiederholt Fälle multifaktorieller Vererbung entdeckt, doch will es mir scheinen, als komme das größte Verdienst, sie zur Widerlegung der Ein-Gen-ein-Merkmal- (d.h. Merkmalseinheit-) Theorie der frühen Mendelisten benutzt zu haben, der Morgan-Schule zu. Die Widerlegung dieser Theorie machte eine klare Trennung von Übertragungs-genetik und physiologischer Genetik möglich. Sie beseitigte einige der weniger akzeptablen, präformistischen Aspekte der frühen Mendelistischen Theorie und erforderte praktisch keine Modifikation, um schließlich in die Sprache der Molekulargenetik übersetzt zu werden („genetisches Programm“).

Die multifaktorielle Vererbung, auch als *Polygenie* bezeichnet, ist nicht das einzige Beispiel einer wechselseitigen Beeinflussung verschiedener Gene. In der Tat wird die Vielfalt und das Ausmaß der möglichen Wechselwirkung unter Genen und – wie man jetzt erkennt – verschiedenen DNA-Sorten mit jedem Tag deutlicher. Allerdings hatten bereits einige der frühen Mendelisten ihre Bedeutung erkannt. Insbesondere Bateson war an *epistatischen* (sein Ausdruck) Wechselwirkungen zwischen verschiedenen Genloci interessiert. Um einen besonders einfachen Fall zu nennen: Zum Beispiel kann ein Albinogen die Pigmenterzeugung mehrerer Pigmentgene unterdrücken. Wie der russische Genetiker Chetverikov (1926) als erster feststellte, können alle Gene zum genetischen Milieu anderer Gene beitragen. In der physiologischen und auch in der Evolutionsgenetik ist dies von großer Bedeutung.

Eine besondere Art solcher Wechselwirkungen ist die *Pleiotropie*: die Fähigkeit eines Gens, mehrere Merkmale, d.h. verschiedene Komponenten des Phänotyps, zu beeinflussen. Diese Erkenntnis ist für die Bestimmung des Auslesewerts derartiger Gene von besonderer Wichtigkeit. Alle auf den vorangehenden Seiten beschriebenen Fortschritte, einschließlich der Entdeckung der Polygenie und Pleiotropie, ließen immer weniger Zweifel daran, daß alle Phänomene der Vererbung mit einzelnen Genen des Zellkerns interpretiert werden können.

Die Genetik konnte nun die kontinuierliche Variation der Biometriker analysieren und zeigen, daß sie mit den Mendelschen Prinzipien vereinbar ist. Angefangen mit einer höchst originellen Analyse Fishers (1918) und weiteren Analysen, die in den darauffolgenden Jahren von Mather (1949) und mehreren Tierzüchtern vorgenommen wurden (Lerner, 1958), machte die quantitative Genetik von den vierziger Jahren an rasche Fortschritte (Falconer, 1960; Thompson und Thoday, 1979; siehe auch Teil II).

Das Ende der indirekten Vererbung

Die Gene, wie Morgan und andere Genetiker der zwanziger und dreißiger Jahre dieses Jahrhunderts sie verstanden, verkörperten unzweifelhaft die direkte Vererbung. Sie konnten sich nur auf eine einzige Weise verändern, nämlich durch Mutation, bei der in einem einzigen Schritt ein zuvor konstantes Gen zu einem anderen wurde. Man könnte meinen, daß die Demonstration dieser Tatsache die Entthronung restlos aller Theorien der indirekten Vererbung zur Folge haben sollte; aber dem war nicht so. In der Tat starb die indirekte Vererbung nur schwer. Dafür gab es viele Gründe. Der eine war, daß die er-

sten Verfechter der direkten Vererbung, die frühen Mendelisten (de Vries, Bateson, Johannsen), unannehmbare Ideen über die Evolution hatten. Ihre Gegner nahmen – zu Unrecht – an, sie müßten, wenn sie die direkte Vererbung akzeptierten, zugleich auch die eindeutig falschen Evolutionstheorien der Mendelisten mitübernehmen. Außerdem waren die genetischen Gesetze mit Hilfe aberranter, wenn nicht sogar deutlich pathologischer Merkmale (Albinismus, Polydaktylie, Strukturdefizienzen usw.) erarbeitet worden. In den Augen der Naturbeobachter bestand ein fortwährender Bedarf an indirekter Vererbung, damit man die allmählichen Veränderungen der evolutiv wichtigen Merkmale (im Gegensatz zum Mutationismus der Mendelisten) und die adaptive geographische Variation (Klimaregeln usw.) erklären könne. Je überzeugender das Beweismaterial zugunsten der direkten Vererbung wurde, um so mehr bemühten sich die Neo-Lamarckisten um Beweise für eine Vererbung erworbener Eigenschaften.

In den dreißiger und vierziger Jahren des 20. Jahrhunderts war das Gewicht des angesammelten Beweismaterials schließlich so groß geworden, daß sogar die letzten Befürworter unter den Genetikern des Auftretens irgendeiner Form nicht-Mendelscher Vererbung entweder bekehrt waren oder aber schwiegen. In den nächsten dreißig Jahren konnte man gelegentlich noch bei Nicht-Genetikern auf einen Glauben an indirekte Vererbung stoßen (Mayr und Provine, 1980), als lebensfähige wissenschaftliche Theorie hatte sie jedoch ausgespielt.

Vielleicht kann man drei Gruppen von Faktoren für das Ende der indirekten Vererbung verantwortlich machen. Erstens, alle Bemühungen, die Existenz von indirekter Vererbung experimentell nachzuweisen, erwiesen sich als erfolglos (siehe oben). Zweitens, alle Studien der Gene deuteten darauf, daß sie (mit Ausnahme gelegentlicher Mutationen) völlig konstant waren. Und als letztes, alle Phänomene, die das Postulat einer indirekten Vererbung zu erfordern schienen (wie kontinuierliche Variation und Klimaregeln) konnten mit der Zeit im Sinne Mendelscher Gene und natürlicher Auslese erklärt werden. Den Gnadenstoß erhielt die indirekte Vererbung, als die Molekulargenetiker in den fünfziger Jahren demonstrierten, daß die Bahn von Nukleinsäuren zu Körperproteinen eine Einbahnstraße ist – allerdings war ein solcher Beweis zu der Zeit kaum mehr notwendig.

In den fünfzig Jahren seit der Wiederentdeckung der Mendelschen Gesetze hatte die Genetik Riesenschritte vorwärts gemacht. Tatsächlich gewann man in dieser Zeit ein Verständnis fast aller Aspekte der Transmissionsgenetik. Es dürfte das Verstehen der nachfolgenden Entwicklung der Genetik erleichtern, wenn wir an diesem Punkt eine kurze Zusammenfassung der Erkenntnisse geben, die um etwa 1950 vorlagen.

1. Das genetische Material ist partikulär, besteht aus Einheiten, die man als Gene bezeichnet und die langfristig stabil sind („direkte Vererbung“).
2. Die einzelnen Merkmale sind das Produkt von Determinanten („Genen“), die an gut definierten Loci auf den Chromosomen liegen.
3. Die Gene sind auf dem Chromosom in einer bestimmten linearen Reihenfolge angeordnet, aber die „Koppelung“ kann durch Crossing over durchbrochen werden, und zwar um so häufiger, je weiter die Genloci auf den Chromosomen voneinander entfernt sind (außer bei Wiederaufhebung durch doppeltes Crossing over).
4. In einem Individuum, das einer Art mit geschlechtlicher Fortpflanzung angehört, ist jedes Gen in der Regel zweimal vertreten; eine der zwei homologen Einheiten kommt vom Vater, die andere von der Mutter (Prinzip der Diploidie).

5. Mutation ist eine diskontinuierliche Veränderung eines Gens.
6. Es muß streng zwischen Genotyp (dem genetischen Material) und Phänotyp unterschieden werden.
7. Es ist möglich, daß mehrere Gene zu der Ausbildung eines einzelnen Merkmals, d. h. zu einer einzelnen Komponente des Phänotyps beitragen (Polygenie), und umgekehrt kann ein einzelnes Gen mehrere Merkmale beeinflussen (Pleiotropie).

Unsicherheit über das Wesen des Gens

Bereits um 1920 waren die Grundzüge der Mendelschen Vererbung relativ gut verstanden, und die Genetik begann sich zu spezialisieren. Die Populationsgenetik entstand in den zwanziger Jahren und erlebte eine Blüte insbesondere in den dreißiger bis fünfziger Jahren (siehe Kapitel 13). Physiologen und Embryologen begannen zu erkennen, daß die von ihnen erforschten Phänomene letzten Endes bis zu den Genen zurückverfolgt werden mußten, und das Studium der Genfunktion wurde zu einem zunehmend wichtigeren Zweig der Genetik. Aber es gab immer noch eine dunkle Stelle in der Transmissionsgenetik. Man hatte noch keine vollständige Antwort auf die folgenden Fragen gefunden: Was ist das Wesen des Gens? Wie viel „Morphologie“ hat es? Welche Art von Molekül oder Molekülgruppe ist es? Wie groß ist ein Gen? Wie unterscheiden sich verschiedene Gene chemisch voneinander? Sind alle Gene im wesentlichen gleich oder gibt es verschiedene Sorten von Genen? Eine Fülle ähnlicher Fragen zur genauen Natur des Erbmaterials blieb unbeantwortet, und eine Reihe von Schulen befaßte sich damit, sie zu beantworten.

Über die Geschichte der Transmissionsgenetik während der Zeit von 1920 bis 1960 zu berichten, ist außerordentlich schwierig, da viele der während dieses Zeitraums studierten Fragen (etwa Variegation) technischer Natur sind und darüber hinaus einige immer noch nicht völlig geklärt werden konnten. Ja, sie werden wohl auch nicht hundertprozentig verstanden werden, solange Struktur und Funktion des Eukaryontenchromosoms nicht erhellt worden sind. Enorme Anstrengungen wurden während dieses Zeitraums gemacht, um die Natur des Gens zu klären, doch das meiste, was man gefunden hatte, wurde bedeutungslos oder irrelevant, als 1953 die Struktur der DNA-Moleküle entdeckt wurde. Auch für die Entwicklung erfolgreicher Begriffe war diese Periode nicht bemerkenswert. Tatsächlich mußten die meisten der in dieser Zeitspanne vorgeschlagenen neuen Konzepte, etwa die Genomer-Hypothese und Goldschmidts Feldtheorie des Gens, wieder aufgegeben werden, zumindest in der Form, in der sie ursprünglich vorgebracht worden waren. Eine wirklich kritische Geschichte dieser Periode, in der die Befunde und Diskussionen der Periode mit den Ergebnissen der Molekulargenetik in Einklang gebracht werden müßten, steht noch aus. Muller und Stadler zum Beispiel kamen bei der Interpretation ihrer Bestrahlungsexperimente häufig zu unterschiedlichen Schlüssen. Läßt sich der scheinbare Widerspruch zwischen einigen ihrer Befunde lösen, wenn man mit dem modernen Wissen über die Feinstruktur des Chromosoms und seine Organisation in Enzym- und Regulatorgene an die Frage herangeht? Es sind noch sehr viel mehr historische Analysen vorzunehmen, und die Darstellung, die ich hier vorlege, ist vorläufig und wird möglicherweise erheblich revidiert werden müssen.

Zum besseren Verständnis der Zweifel und Streitfragen der vier Jahrzehnte von 1920 bis 1960 möchte ich hier zunächst eine stark vereinfachte Version der klassischen Gen-Chromosomen-Theorie darstellen. Man verglich das Chromosom mit einer Schnur von Kügelchen, wobei jede dieser Perlen ein anderes Gen darstellte. Jedes Gen galt als ein getrenntes Korpuskel, völlig konstant von einer Generation zur nächsten (mit Ausnahme seltener Mutationen), unabhängig von den benachbarten Genen, auf die es sich (mit Ausnahme der seltenen Fälle der Positionseffekte) nicht auswirke. Man schrieb dem Gen drei Fähigkeiten zu:

1. Jedes Gen kontrolliert (oder beeinflusst) ein Merkmal (das Gen als Funktionseinheit),
2. jedes Gen mutiert unabhängig von den anderen (das Gen als Mutationseinheit) und
3. jedes Gen kann durch den Vorgang des Crossing over von seinem nächsten Nachbarn auf dem Chromosom getrennt werden (das Gen als Rekombinationseinheit).

Die Mutation hielt man für eine leichte Modifikation des Genmoleküls, die ein neues Allel hervorbringe. Das Crossing over hielt man für ein rein mechanisches Zerschneiden der Perlenschnüre, dem eine neue Vereinigung mit dem entsprechenden „Schnurstück“ eines homologen Chromosoms folgte.

Die Auffassung, daß Gene von ihren Nachbarn völlig unabhängig sind und daß ihre Lage auf dem Chromosom rein zufällig ist, schien nachdrücklich von der Entdeckung der Morgan-Schule bestätigt zu werden, daß benachbarte Gene auf *Drosophila*-Chromosomen häufig Merkmale kontrollierten, die in keiner Beziehung zueinander standen, wohingegen die Gene die ein einzelnes Merkmal (etwa das Auge) beeinflussen, weit über alle Chromosomen verstreut sind. Die Nachbarschaft von Genen war, so meinte man weithin, lediglich das Produkt der Geschichte früherer Chromosomenbrüche. Die Tatsache, daß es so viele Koppelungsgruppen gibt wie Chromosomen, stand ebenfalls im Einklang mit der Theorie.

Wenn das Gen ein eindeutig umrissenes Korpuskel ist, dann sollte es außerdem möglich sein, seine ungefähre Größe zu berechnen und mit dieser Methode auch die Zahl der Gene zu schätzen, die auf dem ganzen chromatischen Faden eines Zellkerns untergebracht werden können. Der erste, der solche Berechnungen durchführte, war (man gerät in Versuchung zu sagen, „natürlich“) Muller (in Morgan, 1922); seine Rechnungen wurden 1929 weiter verfeinert. Auf der Grundlage einer Reihe von Indikationen (unter ihnen die Mutationsfrequenz und gewisse Aspekte des Crossing over) schätzte er den Höchstwert für die Gesamtzahl der Gene bei *Drosophila melanogaster* im Jahre 1929 auf 1400 bis 1800. Unter Verwendung der Strahlentechniken kamen später mehrere Autoren auf Schätzwerte von 1300 bis 1800 allein für das X-Chromosom und auf eine Gesamtzahl von mehr als 14000 Gene für alle Chromosomen.

Die zytologischen Beobachtungen schienen das Konzept der Perlenschnur und sogar die Möglichkeit, die Kügelchen zu zählen, weiter zu bestärken. Während der Leptotänphase der Meiose hatte das Kernmaterial in der Tat häufig das Aussehen solch einer Schnur mit deutlich umrissenen „Perlen“, die die Zytologen *Chromomere* nannten. Einige Zytologen postulierten, jedes Chromomer stelle ein Gen dar. Belling (1931) zählte im Zellkern von *Lilium* etwa 2500 Chromomerenpaare. Andere Zytogenetiker wiesen nach, daß einige Chromomeren mehrere Gene enthielten.

Ein spektakulärer Fortschritt in der Zytologie schien die Chromomeren-Theorie zu bestätigen. 1933 entdeckten Heitz und Bauer erneut die gebänderten Riesenchromosomen in den Speicheldrüsen von *Drosophila*, und Painter und Koltsov erklärten, die

Bänderungen entsprächen Chromomerenreihen in diesen höchst polytären Chromosomen, und die Reihenfolge der Bänder wäre die Reihenfolge der Gene. Bridges (1938) zählte bei den X-Chromosomen der Speicheldrüse von *D. melanogaster* mindestens 1024 Bänder und postulierte eine entsprechende Genzahl. Durch Messen des Chromosomenvolumens konnte man dann die Größe der Gene schätzen, doch waren diese Schätzungen um eine oder zwei Größenordnungen zu groß, und die spätere Erforschung von Mikrobengenen zeigte, daß es keine feste Gengröße gibt; tatsächlich können die verschiedenen Gene ein und desselben Individuums in ihrer Größe um mehrere Größenordnungen verschieden sein.

Die Entdeckung der Speicheldrüsenchromosomen war für andere Fragen der Genetik von weit größerer Bedeutung als für die Bestimmung der Anzahl und Größe von Genen. Eine mikroskopische Untersuchung der Speicheldrüsenchromosomen erlaubte häufig die unmittelbare Bestimmung des Genotyps ohne ausgeklügelte Züchtungstests. Sie enthüllten das Auftreten von Chromosomenmutationen (Neuanordnungen), die man aufgrund der genetischen Analyse bereits vermutet hatte. Nunmehr konnte man Inversionen, Deletionen, Duplikationen und Translokationen bei Dipteren leicht erforschen. Gleichzeitig lieferte die Komplexität der Bandenmusterung den ersten zuverlässigen Beweis für die Komplexität des Eukaryonten-Chromosoms und für die Heterogenität des chromatischen Materials.

Positionseffekte

Zunächst schienen alle bekannten Fakten der Vererbung mit dem Perlenschnurmodell von Genen und Chromosomen übereinzustimmen, mit der Zeit aber entdeckte man Unvereinbarkeiten und Widersprüche.

Die erste gravierende Nichtübereinstimmung ergab sich aus der Entdeckung des Positionseffekts durch Sturtevant (1925)[8]. Es gibt ein dominantes Gen auf dem X-Chromosom von *Drosophila melanogaster*, das als „Bar“ bezeichnet wird und für bandförmige Augenform (statt rund) verantwortlich ist. Dieses Bar-Gen kann zu noch extremerer Bandförmigkeit mutieren (Ultrabar) oder zur runden Augenform zurückmutieren. Die weitere Analyse offenbarte zwei bemerkenswerte Aspekte dieses Falles. Erstens ist der Bar-Phänotyp nicht das Resultat einer einfachen Genmutation, sondern einer Strukturveränderung des Chromosoms. Das Studium der Speicheldrüsenchromosomen ergab, daß normale Fliegen an diesem Locus (S) sechs Bänderungen besitzen, daß aber Bar-ägige Fliegen die sechs Bänderungen in doppelter Ausfertigung besitzen (SS). Ultrabar-Fliegen besaßen dasselbe Segment dreifach (SSS). Normale, rundäugige Fliegen, die durch „Mutation“ aus dem Bar-Gen hervorgegangen waren, besaßen das Segment S nur ein einziges Mal, der Strukturwandel konnte nur mit ungleichem (oder „schrägem“) Crossing over erklärt werden, wie Sturtevant anhand des Verhaltens mutierter Gene auf beiden Seiten des Bar-Locus zeigte. Eine detaillierte Analyse anderer Gene bei *Drosophila* und anderen Organismen zeigte mit der Zeit, daß ungleiches Crossing over nicht selten ist, mit anderen Worten, daß die Rekombinationseinheit nicht notwendigerweise das Gen ist. Dies war die erste Bresche in der Dreikapazitätentheorie des Gens.

Vielleicht noch verblüffender war ein zweiter Aspekt des Bar-Gens. Wenn zwei Bar-Gene nebeneinander auf demselben Chromosom lagen, so hatten sie einen anderen Effekt auf die Zahl der Ommatidien im Auge als wenn die beiden Gene einander gegen-

über auf den zwei homologen Chromosomen lagen. Sturtevant bezeichnete dies als *Positionseffekt*. Der Fall des Bar-Gens bewies somit, daß die Funktion eines Gens, und somit seine Wirkung auf den Phänotyp eines Organismus, durch das bloße Verändern der Anordnung des Erbmaterials auf dem Chromosom, d.h. ohne Mutation und ohne irgendeine Veränderung in der Menge des genetischen Materials, verändert werden konnte.

Pseudoallelie

Eine weitere Komplikation des klassischen Genkonzepts ergab sich aus dem Phänomen der Pseudoallelie. Die Morgansche Schule war bei ihren frühen Befunden besonders darüber verblüfft gewesen, daß benachbarte Gene gewöhnlich funktionell nichts miteinander zu tun zu haben schienen. Etwa könnten Gene, die die Augenfarbe, die Bildung des Geäders der Flügel, die Bildung der Borsten, die Körperfarbe usw. beeinflussen, dicht nebeneinander liegen. „Gene“ mit sehr ähnlichen Wirkungen waren gewöhnlich einfach Allele eines einzelnen Gens. Wenn das Gen die Einheit des Crossing over ist, sollte man niemals eine Rekombination unter den Allelen erwarten. In der Tat waren frühe Experimente (1913; 1916), die von Morgans Studenten durchgeführt wurden, um Crossing over von Allelen am Weißäugigkeits-Locus zu entdecken, nicht erfolgreich – wie sich später herausstellte, weitgehend deshalb, weil die Stichproben zu klein waren. Nachdem jedoch Sturtevant (1925) die Theorie des ungleichen Crossing over der Bar-Gen-Duplikation aufgestellt und Bridges (1936) diese auf der Grundlage von Befunden an den Speicheldrüsenchromosomen bestätigt hatte, schien es an der Zeit zu sein, sich noch einmal um die Rekombination unter scheinbaren Allelen zu bemühen. Oliver (1940) war als erster erfolgreich; er fand den Beweis für ungleiches Crossing over von Allelen am Lozenge-Locus von *Drosophila melanogaster*. Für zwei verschiedene, beidseitig durch benachbarte Markiergene gekennzeichnete Allele (lz_g/lz_p) heterozygote Individuen mutierten mit einer Frequenz von etwa 0,2% zum Wildtyp zurück. Die Rekombination der Markiergene bewies, daß unter den „Allelen“ Crossing over stattgefunden hatte.

Gene, die so dicht benachbart sind, daß sich Crossing over nur in sehr großen Stichproben erkennen läßt, und die sich daher gewöhnlich so verhalten, als ob sie Allele wären, werden als *Pseudoallele* bezeichnet (Lewis, 1967). Mit echten Allelen haben sie die funktionale Ähnlichkeit gemein und können ebenso wie diese durch Umlagerung einen mutanten Phänotypus hervorbringen. Man entdeckte Pseudoallele nicht nur bei *Drosophila*, sondern auch im Mais und mit besonderer Häufigkeit in bestimmten Mikroorganismen. Die Molekulargenetik hat viel zum Verständnis dieser Fragen beigetragen; dennoch sind sie wegen der Unzulänglichkeit unseres Wissens über die Genregulation in Eukaryonten immer noch nicht restlos verstanden.

Aber kehren wir zu dem weitreichenden Folgen zurück, die die Entdeckung des Positionseffekts hatte. In einem Übersichtsartikel zog Dobzhansky folgende Schlüsse: „Ein Chromosom ist nicht bloß eine mechanische Ansammlung von Genen, sondern eine Einheit höherer Ordnung ... Die Eigenschaften eines Chromosoms werden von den Eigenschaften der Gene bestimmt, die seine strukturellen Einheiten sind, und doch ist das Chromosom ein harmonisches System, das die Geschichte des Organismus widerspiegelt und selbst ein bestimmter Faktor dieser Geschichte ist“ (1936, S.382).

Andere waren mit einer solch gemäßigten Revision des „Perlenkonzepts“ des Gens nicht zufrieden. Seit den ersten Anfängen des Mendelismus hatte es Biologen gegeben (wie Riddle und Child), die scheinbar gewichtiges Beweismaterial gegen die Korpuskeltheorie des Gens anführten. Der Positionseffekt war Wasser auf ihre Mühle. Nun wurde Goldschmidt (1938; 1955) zu ihrem prominentesten Sprecher. Anstelle der Korpuskeltheorie des Gens schlug er eine „moderne Gentheorie“ (1955, S. 186) vor. Seiner Ansicht nach gab es keine lokalisierten Gene, sondern vielmehr „ein definitives Molekularmuster in einem definitiven Chromosomenabschnitt, und jede Veränderung des Musters (Positionseffekt im weitesten Sinne) verändert die Wirkung des Chromosomenteils und erscheint somit als Mutante“. Das Chromosom als Ganzes war ein molekulares „Feld“, und was man gewöhnlich Gene nannte, waren deutlich getrennte oder sogar sich überschneidende Abschnitte dieses Feldes; Mutation war dann eine Neustrukturierung des chromosomalen Feldes. Diese Feldtheorie stand zu allzu vielen Fakten der Genetik im Gegensatz, um akzeptiert zu werden, aber die bloße Tatsache, daß ein erfahrener Genetiker wie Goldschmidt sie ernsthaft vorschlagen konnte, zeigt, wie unsicher die Gentheorie noch war. Dies kommt auch in einer Reihe theoretischer Schriften zum Ausdruck, die in den dreißiger bis fünfziger Jahren veröffentlicht wurden (Demerec, 1938; 1955; Muller, 1955; Stadler, 1954).

Instabile Gene

Bei einigen seiner frühesten genetischen Versuche entdeckte Hugo de Vries 1892 eine Löwenmaulvarietät (*Antirrhinum majus*) mit rotgestreiften Blüten, in deren Nachkommen eine breite Skala der Färbung entstehen konnte, von kleinen Flecken über schmale oder breite Streifen bis hin zu breiten roten Blütenteilen. Verschiedene Blüten oder Blüten auf verschiedenen Zweigen derselben Pflanze konnten sich in ihrer Farbigkeit unterscheiden. Seit dieser ersten Entdeckung sind in vielen Pflanzen- und Tierarten instabile Gene gefunden worden; ebenso wurden zahlreiche Erklärungen vorgeschlagen, etwa Verschiebungen in der Dominanz oder die Präsenz von „Genomeren“, Subgenen eines größeren, höchst komplexen Gens. Mit ihrer extremen Korpuskularität war diese Theorie das genaue Gegenstück der Feldtheorie. Nach der Genomer-Theorie bestanden einige (alle?) Gene aus verschiedenen Partikeln, die während der mitotischen Teilung ungleich verteilt werden konnten (Nuancen von Weismann!). Correns, E. G. Anderson, Eyster und Demerec standen der Genomer-Hypothese eine Zeitlang positiv gegenüber, doch gaben sie sie angesichts des Gewichts der Gegenbeweise zu Beginn der dreißiger Jahre auf (Demerec, 1967; Carlson, 1966, S. 97–105). Demerec schrieb die Instabilität schließlich einer „chemischen Instabilität der Gene“ zu, was natürlich nicht das Geringste erklärte, sondern das ärgerliche Phänomen lediglich von dem Zuständigkeitsbereich des Biologen in den des Chemikers verschob.

Als die instabilen Gene nach einer erheblich flauen Phase wieder die Aufmerksamkeit auf sich zogen, schrieb man ihr Verhalten der gegenseitigen Beeinflussung von Genloci oder Chromosomen zu. Ich verweise hier auf die Arbeit von Barbara McClintock (1951), die zeigte, daß beim Mais durch die Einführung eines strukturell instabilen Chromosoms *g* in bestimmte Genotypen die „Mutation“ vieler Gene des Chromosoms *g* und anderer Chromosomen zu instabilen rezessiven Formen ausgelöst wurde. Allem Anschein nach war eine reversible Inhibition des Ausdrucks dieser Gene beteiligt. Obgleich

die wahre Bedeutung dieses „aberranten“ Befunds (wie man es damals nannte) erst ein Dutzend Jahre später anerkannt wurde, als man ihn in der Mikrobengenetik wiederentdeckte, lag hier doch ein klarer Beweis dafür vor, daß durch die regulierende Wirkung an einem Locus an einem anderen eine „Mutation“ simuliert werden konnte. Mit anderen Worten: die phänotypische Expressivität eines Gens kann durch andere Gene verändert werden, während das Gen selbst völlig konstant bleibt. Niemand weiß, wie häufig solche Pseudomutationen aufgrund epistatischer Wechselwirkungen sind. Mehr als fünfzig Jahre lang hatten zahlreiche Forscher viel Zeit und Mühe in das Studium instabiler Gene gesteckt in dem Glauben, die Erklärung der Instabilität werde wichtige Einsichten in die Natur des Gens ermöglichen. Doch leider stellte sich heraus, daß das Phänomen nicht durch eine Eigenschaft eines einzelnen Gens bedingt ist, sondern durch die Wirkung (wechselseitige Beeinflussung) des gesamten Gensystems.

Die dreißiger bis fünfziger Jahre des 20. Jahrhunderts erlebten eine intensive Aktivität der Genforscher, aber es war auch eine Periode erheblicher Frustration. Der Mikroskopie gelang es nicht, ein genaueres Bild des Gens zu liefern als die rein genetische Analyse. Dies traf sogar auf die Riesenchromosomen der Speicheldrüse zu, welche eine verwirrende Vielfalt der Bandenmusterung aufwiesen, die aber nicht eng mit irgendeiner der Funktionen der vermutlich auf oder in der Nähe dieser Banden liegenden Gene korreliert zu sein schien. Da man Gene nicht sehen konnte, konnte man nur indirekt etwas über sie erfahren. Und praktisch die einzige Art und Weise, in der man dies tun konnte, war durch das Studium ihrer Veränderungen durch Mutation.

Daran änderte auch der spektakuläre Erfolg des Studiums der Veränderung in der Chemie der durch Mutation verursachten Genprodukte (insbesondere in Mikroorganismen) nichts, angefangen mit den großartigen Forschungen von Beadle und Tatum. Da diese Forschung jedoch bewußt auf das Studium der von Genen produzierten Enzyme beschränkt war, waren dem Ausmaß, in dem sie Licht auf die Struktur des Gens selbst werfen konnte, Grenzen gesetzt.

Experimentelle Mutation und die Natur des Gens

Um 1920 etwa wurde deutlich, daß allein durch Kreuzungsversuche nicht viel mehr über das Wesen der Gene zu erfahren war. Man mußte andere Wege finden, die völlig neue Kenntnisse ermöglichten. Vor 1944 waren Biochemie und Biophysik weder begrifflich noch technisch so weit entwickelt, daß eine Lösung der Genfrage mit ihrer Hilfe möglich gewesen wäre. Unter diesen Umständen kamen mehrere Forscher auf den Gedanken, daß eine experimentelle Erzeugung von Mutationen möglicherweise dazu beitragen könnte, das Wesen der Gene zu erhellen. H. J. Muller erkannte als erster, daß man auf die Weise, wie andere die Mutation, sogar die experimentelle Mutation, mehr oder weniger aufs Geratewohl erforscht hatten, niemals zu eindeutigen Befunden gelangen würde. Er machte sich daher daran, bestimmte Grundbedingungen zu erfüllen, darunter vor allem

1. die genetische Reinheit des zu testenden Materials,
2. große Stichproben bei Experimenten und Kontrollen, damit signifikante statistische Tests möglich waren und
3. die Entwicklung neuer Methoden und insbesondere speziell konstituierter Stämme

(mit geeigneten Letalen, Markierungen und Crossing over Suppressorgenen), die das Testen verschiedener Genstrukturhypothesen ermöglichen würden.

Mit Hilfe dieser besonderen *Drosophilastämme*, die in den Genetik-Lehrbüchern beschrieben sind, gelang es Muller, die tatsächliche Frequenz neu auftretender Mutationen zu berechnen. Dies war besonders wichtig, da viele Mutationen rezessiv sind und es immer schwierig ist, den Zeitpunkt des erstmaligen Auftretens einer rezessiven Mutante zu bestimmen. Außerdem sind viele Mutationen im homozygoten Zustand letal. Homozygote Letale gehen natürlich verloren und treten bei den Nachkommen nicht in Erscheinung. Drei Schritte vor allem waren bei Mullers Methode wichtig: Das Placieren eines Markiergens auf einem Chromosom zur eindeutigen Identifizierung, die Errichtung eines Mechanismus auf dem Chromosom zur Verhinderung von Crossing over und die Paarbildung zwischen dem markierten Chromosom und einem anderen Chromosom, das geeignet war, eine durch Mutation entstandene Veränderung erkennen zu lassen. Als Muller diese wichtigen Stämme hatte, setzte er einige seiner Fliegen verschieden stark dosierter Röntgenbestrahlung aus.

Er benutzte einen Stamm von Weibchen, die nach Kreuzung mit einem Männchen mit einer letalen Mutation auf dem X-Chromosomen dazu führen würden, daß in der F_2 -Generation alle Männchen abstarben. Wenn also eines der röntgenbestrahlten Männchen in der F_2 nur Töchter erzeugte, so bedeutete dies, daß in seinem X-Chromosom eine letale Mutation stattgefunden hatte.

Kreuzte man ein normales, unbehandeltes Männchen mit Weibchen dieses Stammes, so ergab nur etwa eine Kreuzung unter Tausend ausschließlich Weibchen in der F_2 . Das heißt, daß die Wahrscheinlichkeit des spontanen Auftretens einer letalen Mutation auf einem der vielen Loci des normalen X-Chromosoms 1 : 1000 oder 0,1% beträgt. Dies ist die normale oder spontane Mutationsrate. Wurden die Männchen ungefähr 4000 r-Einheiten von Röntgenstrahlen ausgesetzt, so traten bei etwa 100 je 1000 Kreuzungen nur Weibchen in der F_2 auf. Die Mutationsrate der röntgenbestrahlten Fliegen war somit 100 Mal so groß wie die spontane Mutationsrate. Fast gleichzeitig mit Muller erzeugte der Pflanzen-genetiker L. J. Stadler (1896–1954) künstliche Mutationen bei Gerste und Mais (1928).

Mullers Befunde und vor allem die von ihm entwickelten, eleganten Methoden machten den Weg zu einem völlig neuen Forschungsbereich frei. Es war möglich, die Mutationsforschung auf eine quantitative Basis zu stellen, zum Beispiel die Mutationsrate mit der Röntgenstrahlendosis zu korrelieren. „Das gesamte Feld der Mutationsforschung war von den Gedanken und Experimenten Mullers beherrscht. Er lieferte den Begriffsrahmen, formulierte die entscheidenden Fragen, entwickelte scharfsinnige Versuchsmethoden und lenkte in allen Phasen die Auslegung der zunehmenden Datenmenge in Richtung einer kohärenten Theorie. Viele Ideen und Vorschläge, die er zu einem Zeitpunkt vorbrachte, als die Mittel zu ihrer Überprüfung noch nicht vorhanden waren, stellten sich später als richtig heraus“ (Auerbach, 1967).

Mit der Zeit wurde nachgewiesen, daß nicht nur Strahleneinwirkung, sondern auch einige Chemikalien einen mutagenen Effekt haben. Eins der ersten Materialien, von denen nachgewiesen wurde, daß sie mutagen sind, war das Senfgas. Ein britischer Chirurg, Robson, machte die scharfsinnige Beobachtung, daß die durch Senfgas verursachten Verbrennungen eine bemerkenswerte Ähnlichkeit mit Röntgenstrahlenverbrennungen aufwiesen. Er machte daher einer Genetikerin (Auerbach) den Vorschlag, Senfgas auf Mutagenität zu testen, und Robsons Verdacht wurde in der Tat bestätigt (1941). Unab-

hängig davon fand Rapoport in der USSR heraus, daß Formaldehyd mutagen ist. Seit den vierziger Jahren ist die Mutagenität zahlreicher chemischer Verbindungen nachgewiesen worden (Auerbach, 1976). Jedes Mutagen erzeugt ein breites Spektrum von Mutationen, ein Beweis für eine spezifische Wirkung auf ein spezielles Gen wurde nicht gefunden. Doch die Häufigkeit gewisser, von einem chemischen Mutagen verursachter Mutationen ist oft anders als die durch Strahlung hervorgerufene Frequenz. Ein weiterer hochinteressanter Befund ist, daß einige (viele?) Mutagene ebenfalls karzinogen sind. Diese Entdeckung hatte zur Folge, daß eine rasche Methode zur Überprüfung von Chemikalien auf mögliche Karzinogenität vorgeschlagen wurde, bei der Bakterien der Chemikalie ausgesetzt und auf einen Anstieg der Mutationsrate überprüft werden.

Weit wichtiger für Muller war jedoch der Gedanke, die künstliche Auslösung von Mutationen würde Licht auf die Natur und Struktur des Gens werfen. Wenn ein Gen ein gut umrissenes Korpuskel von definiter Größe ist, so würde das Bombardement mit ionisierender Strahlung (Elektronen oder Kurzwellenstrahlen) auf diesen Korpuskeln „Treffer“ landen, und der verursachte Schaden als Mutation in Erscheinung treten. Dies war die „Treffertheorie“ der Mutation, die die Physiker K. G. Zimmer und M. Delbrück in einem klassischen, zusammen mit Timofeeff-Ressovsky verfaßten Aufsatz (1935) ausführlicher formuliert hatten.

Die Treffertheorie erbrachte jedoch keine widerspruchsfreien Resultate (Carlson, 1966, S. 158–165) und führte nicht zu einem besseren Verständnis des Gens. Außerdem stellte sich heraus, daß sogar die Bestrahlung des Substrats die Mutationsrate steigern konnte und daß viele Chemikalien (Senfgas, Phenol etc.) ebenso mutagen wie Strahlung sind. Alles, was in den normalen Genreplikationsvorgang eingreifen konnte, konnte eine Mutation hervorrufen. Dies veranlaßte einige Autoren dazu, Mutation als „jeglichen Fehler bei der Genreplikation“ zu definieren (was, wie kürzlich nachgewiesen wurde, nicht auf alle Fälle von Mutation zutrifft).

Die Bestrahlungsmethode stieß jedoch auf eine grundlegende Schwierigkeit. Bestrahlt wurden nicht nur isolierte Gene, sondern vielmehr die Chromosomen, d. h. sowohl die Gene als auch die Matrix, in die sie eingebettet sind. Nun sind die Gene, wie auch die chromosomale Matrix, für Röntgens Schäden anfällig, das Studium der resultierenden mutierten Phänotypen ließ aber nur selten erkennen, ob es sich um eine Genmutation oder eine Matrix-(Chromosomen-)mutation handelte. Die zytologische Untersuchung ergab sehr oft kleine (oft recht winzige) Defizienzen auf den Chromosomen, so daß phänotypische Mutationen häufig eindeutig als Chromosomenmutationen identifiziert werden konnten. Die zwei aktivsten unter den führenden Wissenschaftlern der Röntgenstrahlen-Mutationsforschung, H. J. Muller (an *Drosophila*) und L. J. Stadler (an Mais), vertraten unterschiedliche Ansichten über die Häufigkeit durch Röntgenbehandlung erzeugter, echter Genmutationen. Stadler akzeptierte lediglich solche Fälle, in denen die Bestrahlung der neuen Mutanten eine Rückmutation zu dem Merkmal vor der Strahleneinwirkung hervorbringen konnte. Solche Fälle waren, wenigstens beim Mais, sehr selten. In allen anderen Fällen argwöhnte Stadler, daß entweder instabile Gene erzeugt oder Chromosomens Schäden verursacht worden seien. Er brachte dies in seiner letzten Veröffentlichung (1954) zum Ausdruck: „Es ist möglich, daß eine Mutante jeden Genmutationstest besteht, und dennoch ist, wenn sie nicht in der Lage ist, zurückzumutieren, Anlaß zu dem Verdacht gegeben, daß sie durch Genverlust [Chromosomendeletion] verursacht ist, wohingegen, wenn sie zur Rückmutation fähig ist, Grund zu der Annahme besteht, daß sie durch einen Ausdruckseffekt [instabiles Gen] bedingt ist.“ Nicht

alle, am wenigsten Muller, waren hinsichtlich der Strahlenwirkungen ebenso pessimistisch. Dennoch bestanden selbst im besten Fall ernstzunehmende Grenzen in bezug auf die Information, die man aus Bestrahlungsversuchen gewinnen konnte.

Zwei Tatsachen wurden in dieser Epoche eindeutig bewiesen: Erstens, daß – entgegen dem ersten Eindruck – Gene mit ähnlichen Funktionen manchmal auf dem Chromosom dicht nebeneinander lagen (Genkomplexe; Lewis, 1967) und zweitens, daß Gene eine beträchtliche strukturelle Komplexität besitzen müssen („Morphologie“), um die partielle Unabhängigkeit von Funktion, Mutation und Rekombination zu gestatten. Diese Komplexität war auf makromolekularem Niveau zu suchen. Immer klarer erkannten die Genetiker, daß sie vor einer Wand standen, die sie mit ihrer genetisch-zytologischen Ausrüstung nicht überwinden konnten.

Noch eine andere Beobachtung, die man im Verlauf der Strahlungsexperimente gemacht hatte, war verwirrend. Je kürzer nach der Strahleneinwirkung die Mutationsrate bestimmt wurde, um so höher war sie. Es sah so aus, als besäßen beschädigte Chromosomen die Fähigkeit, zu „heilen“, zumindest zum Teil, oder herausgeschlagene Teile wiederherzustellen. In der Tat zeigte die spätere Forschung, daß es einige reguläre Reparaturmechanismen gibt, die in der Lage sind, beschädigte Gene und Chromosomen zu reparieren (Hanawalt et al., 1978; Generoso et al., 1980). Beobachtete Mutationen ließen sich daher, grob gesagt, als Fehler oder Versagen der Reparaturgene auffassen.

So viel man in den zwanziger, dreißiger und vierziger Jahren auch aus der gewissenhaften Arbeit der Mutationsforscher lernte, zu einem besseren Verständnis der Natur des Gens trug sie bemerkenswert wenig bei. Es ist durchaus richtig, was Demerec (1967), der als einer der Aktivsten an diesen Forschungen beteiligt war, rückblickend sagte: „Während des ersten halben Jahrhunderts der Genetik blieb unsere Vorstellung von der physikalischen Genstruktur mehr oder weniger statisch“. Kein wirklicher Fortschritt wurde erzielt, solange man nicht zu neuen Methoden und anderen Materialien übergang.

Eukaryonten-Chromosomen sind so komplex, daß ihre Organisation wie auch die Eingliederung der Gene in die Chromosomen auch heute noch nicht verstanden ist (*Cold Spring Harbor-Symposien*, 1978). Es ist heute klar geworden, daß es in der ersten Hälfte des Jahrhunderts unmöglich war, auf dem Wege über das Eukaryonten-Chromosom einen Zugang zum Verständnis des Gens zu finden. Wirklicher Fortschritt trat erst ein, als man bei der Analyse von Eukaryonten wie Mäusen, *Drosophila* und Mais auf das Bakterium *Escherichia coli* und auf Viren übergang. Da die Prokaryonten keine Chromosomen haben und ihr genetisches Material sehr viel einfacher organisiert ist, gestattet dies den Zugang zur DNA unbehindert von der Chromosomenmatrix.

Die wichtigsten Lehren aus dem Studium der Eukaryonten-Chromosomen waren negativer Art. Das ungleiche Crossing over zeigte, daß das funktionale Gen nicht notwendigerweise die Einheit der Rekombination ist. Die Mutationsanalyse (vor allem bei Mikroorganismen) hatte ergeben, daß es innerhalb eines einzelnen funktionalen Gens möglicherweise verschiedene Mutationsorte gab. Und der Positionseffekt (cis-trans Unterschiede) hatte gezeigt, daß das Gen nicht unbedingt die Funktionseinheit sein muß. Das ursprüngliche einfache Dogma, demzufolge das Gen zugleich Rekombinations-, Mutations- und Funktionseinheit war, mußte daher aufgegeben werden. Angesichts dieser Widersprüche machte Benzer (1957) den radikalen Vorschlag, das Wort „Gen“ ganz und gar aufzugeben und durch drei verschiedene Ausdrücke zu ersetzen, *Muton* für die Mutationseinheit, *Recon* für die Rekombinationseinheit (determiniert durch die Lokalisation des Crossing over) und *Cistron* (nach der cis-trans Differenz bei Positionseffek-

ten) für die Einheit der Genfunktion. Von diesen Dreien kommt das Cistron dem traditionellen Genkonzept am nächsten, da ein Gen normalerweise durch seine Effekte charakterisiert ist. In der letzten Zeit wird der Ausdruck „Gen“ wieder allgemein benutzt, und zwar in der Definition, die Benzer dem Cistron gab. Die Ausdrücke „Muton“ und „Recon“ wurden niemals allgemein verwandt.

Verschiedene Genkonzepte

Welche Genkonzepte die verschiedenen Genetiker in der Zeit von 1900 bis in die fünfziger Jahre vertraten, ist schwer genau festzustellen. Dies trifft sogar auch dann zu, wenn wir uns auf diejenigen beschränken, die ein korpuskulares Gen akzeptierten, und alle anderen, die Feldtheorien verfochten oder an eine diffuse kontinuierliche Gensubstanz glaubten, unberücksichtigt lassen. Da bisher noch keine Analyse eines Historikers vorliegt, will ich versuchen, einige vorläufige Bemerkungen zu machen. Die Aufgabe wird durch die Tatsache erschwert, daß mehrere führende Genetiker ihre Ansichten während ihrer Lebenszeit änderten. Mit den vier Genauffassungen, die ich hier beschreiben will, sind die Möglichkeiten keineswegs erschöpft.

Nach der vielleicht ältesten Sicht waren die Gene selbst die Bausteine des Organismus. Darwins Gemmulaetheorie kommt vermutlich dieser Ansicht nahe. Sie wurde etwas verändert, als de Vries (1889) postulierte, daß die Pangene vom Nukleus in das Zytoplasma der Zellen wanderten, die die Bausteine der Gewebe und Organe sind, aus denen ein Organismus besteht. Manchmal wurde stillschweigend vorausgesetzt, die Gene bestünden aus Protein.

Sehr weit war eine zweite Ansicht verbreitet, die im Prinzip auf Haberlandt (1887) und Weismann (1892) zurückging, derzufolge die Gene Enzyme sind oder wie Enzyme handeln, indem sie als Katalysatoren für die chemischen Vorgänge im Körper dienen. Da sich mit der Zeit herausstellte, daß die Enzyme Proteine sind, würde dies auch bedeuten, daß die Gene Proteine sind (Fruton, 1972). Die Entdeckung, daß das chromatische Material aus Nukleoproteinen, wenn nicht sogar aus reiner Nukleinsäure besteht, hatte bemerkenswert wenig Einfluß auf das Denken der Enzymschule.

Als man die Bedeutung der Nukleinsäure zu erkennen begann, sah man in dem Gen ein Mittel der Energieübertragung. 1947, drei Jahre, nachdem Avery und Mitarbeiter gezeigt hatten, daß die DNA das transformierende Agens ist, entwickelte Muller die Idee, die chemische Rolle der Nukleinsäure sei ihr möglicher Beitrag zu den Energien der Genreaktionen. „Es mag sein, daß die Nukleinsäure in polymerisierter Form eine Möglichkeit bietet, einen derartigen Energiestrom in spezifische komplexe Muster für Genbau oder für die Beziehungen des Gens zu der Zelle zu lenken.“ Hinsichtlich der Genwirkung, kam Muller zu dem Schluß: „Wenn die Hauptprodukte nicht wie ... das Gen selbst sind, ... dann muß das Gen bei ihrer Produktion gewiß wie ein Enzym fungieren“ (1973, S. 152; siehe Carlson, 1972). Allerdings meinte er, es sei noch „zu früh, um den Schluß zu ziehen, daß entweder das Gen oder seine Hauptprodukte immer, oder gewöhnlich, als Enzyme wirken.“ Stattdessen schlug Muller vor, ein Gen könne „mehr Moleküle produzieren, die in der Zusammensetzung ihm oder einem Teil von ihm ähnlich (oder komplementär) sind“, und diese Genprodukte „könnten tatsächlich in den Reaktionen, an denen sie ihrerseits beteiligt sind, aufgebraucht werden.“ Beide von Muller vorgeschlagenen Alternativen klangen stark nach Stoffwechselvorgängen.

Als letztes wurde das Gen von einigen als Überträger höchst spezifischer Information angesehen. Auf eine vage Weise hatte diese Idee schon seit langem in der Luft gelegen. Der Gedanke ist so offensichtlich, daß er von dem einen oder anderen Autor vor 1953 zum Ausdruck gebracht worden sein muß. Dennoch fand ich bei einer flüchtigen Durchsicht der Literatur keine derartige Hypothese. Sie setzt, unter anderem, das Akzeptieren einer völligen Trennung von Genotyp und Phänotyp voraus. Heute, nach Entdeckung der DNA-Struktur und seitdem man weiß, welche Rolle die DNA bei der Proteinerzeugung (Transkription und Translation) spielt, ist die Auffassung des Gens als Informationseinheit zur modernen Standardvorstellung geworden.

Bei jedem dieser vier Genkonzepte wurden gewisse Annahmen über die chemische Zusammensetzung der Gene und deren Funktion zugrundegelegt. Wie überaus wichtig die Chemie des Gens für die Bestimmung seiner Natur ist, wurde jedoch erst etwa 1950 in vollem Ausmaß erkannt.

19 Die chemische Basis der Vererbung

Rückblickend ist offensichtlich, daß die vor der Geburt der Molekularbiologie verfügbaren Methoden für ein volles Verständnis des Gens ungeeignet waren. In der Zeit von 1910 bis 1950 wurde zunehmend deutlicher, daß die materielle Basis der Vererbung aus höchst komplexen Molekülen besteht und daß man, um weitere Fortschritte zu erzielen, mehr über die Genchemie lernen mußte. Die molekulare Grundlage der Vererbung entweder als ein formloses Korpuskel oder als einfaches Molekül zu behandeln, war eindeutig unangebracht. Das Studium des Gens war keine Angelegenheit des klassischen Biologen mehr, vielmehr war es zu einem Problem geworden, das in der Grenzregion – zuerst Niemandsland – zwischen Biologie, Chemie und Physik lag. Als man dann in den vierziger Jahren das Problem ernstlich in Angriff nahm, stellte sich heraus, daß die Chemie bereits eine große Strecke auf dem Weg zur Lösung der Genstruktur zurückgelegt hatte (Cairns, Stent und Watson, 1966).

Erinnern wir uns daran, daß um die Mitte der achtziger Jahre des 19. Jahrhunderts allgemein angenommen wurde, der Zellkern sei der Sitz der Vererbung (siehe Kapitel 16), bzw. im engeren Sinne, die Chromosomen oder, genauer, das Chromatin, seien das genetische Material. Den Namen „Chromatin“ hatte Flemming 1879 dem färbbaren Material im Zellkern gegeben. Damit stellte sich sofort die Frage nach der chemischen Natur des Chromatins: War es eine besondere Substanz, wahrscheinlich ein Protein, das sich von anderen Substanzen oder von dem Protein des Zytoplasmas unterschied? Tatsächlich jedoch war diese Frage bereits zehn Jahre zuvor (im Jahre 1869) von dem schweizerischen Physiologen und organischen Chemiker Friedrich Miescher (1844–1895) beantwortet worden, der gezeigt hatte, daß Chromatin keineswegs Protein ist [1].

Nachdem Miescher 1868 sein Examen in Medizin gemacht hatte, folgte er dem Rat seines Onkels, des berühmten Anatomen und Histologen Wilhelm His, sich der Histochemie zuzuwenden. Wie His sagte: „Ich hatte ihm damals die Richtung auf die Histochemie nahe gelegt, da ich bei meinen eigenen histologischen Arbeiten immer wieder zur Erkenntnis gekommen war, daß die letzten Fragen der Gewebsentwicklung [nur] auf chemischem Boden zu lösen sind“ (Vorwort von His, S. 7, in Miescher, 1897). So entschloß sich Miescher, sich nach seiner Promotion in dem Laboratorium des berühmten organischen Chemikers Hoppe-Seyler in Tübingen weiterzubilden, wo er Ostern 1868 ankam.

Hoppe-Seyler schlug Miescher vor, die „Konstitution der Lymphzellen“ zu studieren, da diese eine erhebliche medizinische Bedeutung hatten. Miescher verwandte dazu Eiter, der zu jener Zeit vor der Erfindung der Antibiotika in den Krankenhäusern reichlich vorhanden war. Er war ein äußerst sorgfältiger, gewissenhafter und fähiger Wissen-

schaftler, der völlig neue Fraktionierungsmethoden entwickelte und bald in der Lage war, die Eiterzellen von allen anderen Eiterkomponenten zu trennen. Anschließend versuchte er, das Zytoplasma der Zellen zu analysieren, wozu er es von den Zellkernen trennte, um seine Bestandteile zu bestimmen. Diese Bemühungen verliefen zuerst enttäuschend erfolglos. Dann aber erhielt Miescher als Endprodukt eines seiner Extraktionsprozesse einen Niederschlag, dessen Eigenschaften sich von denen aller bekannten Proteine unterschieden. Insbesondere war es in stark verdünnter Salzsäure unlöslich, in der sich Proteine immer lösen. Als nächsten Schritt wusch Miescher ganze Eiterzellen mit verdünnter Salzsäure, und schließlich blieben nur Zellkerne übrig. Die unbekannte Substanz mußte also aus den Zellkernen gekommen sein. Da die Erforschung der Zusammensetzung des Zytoplasmas in eine Sackgasse geraten war, entschloß sich Miescher, stattdessen die Chemie der Zellkerne zu studieren.

Ich habe diese Reihenfolge der Ereignisse etwas ausführlicher dargestellt, weil sich die Legende verbreitet hat, Miescher habe seine Forschungen in der Absicht aufgenommen, das Geheimnis der Vererbung zu lösen. Nichts dergleichen! Er war lediglich ein organischer Chemiker, der dem Rat seines Onkels folgte, unser Wissen über die Chemie von Zellen und Geweben zu erweitern. Wenn man Mieschers Arbeiten liest, so ist man von seiner methodischen Erfindungsgabe beeindruckt. Fortwährend wandte er neue Techniken an, insbesondere neue Extraktions- und Reinigungsverfahren, und hat es wegen seiner unermüdlichen Arbeit und seiner Erfindungsgabe vollauf verdient, der Entdecker der DNA zu werden. Darüber hinaus sollte, meine ich, auch die Tatsache hervorgehoben werden, daß die Biochemiker vor Miescher mit ganzen Geweben arbeiteten, wohingegen Miescher Zellen isolierte; oder sogar Teile von Zellen, z. B. Zellkerne. Als Miescher das aus den Zellkernen gewonnene Material analysierte, kam er zu dem Ergebnis, daß es sich vor allem durch einen hohen Phosphorgehalt auszeichnet. Da dieses Kernmaterial keine der bekannten organischen Substanzen war, gab er ihm einen neuen Namen: *Nuklein*.

Miescher war im Frühjahr 1868 in Tübingen angekommen und schloß einen Bericht über seine Entdeckung im Spätherbst 1869 ab. Die Resultate waren jedoch derart neu, daß Hoppe-Seyler das Manuskript, das ihm Miescher übergeben hatte, nicht sofort veröffentlichte, sondern beschloß, die Befunde selbst zu überprüfen. Erst nachdem seine eigene Untersuchung und die einiger seiner anderen Studenten alle Behauptungen Mieschers bestätigt hatten, wurde das Nukleinmanuskript im Frühjahr 1871 veröffentlicht.

Nach Basel zurückgekehrt, entdeckte Miescher, daß das Sperma des Rheinlachs eine reiche Nukleinquelle war, denn jedes Spermatozoon ist eine einzige Zelle, und der Spermakopf im wesentlichen der Zellkern. Damit hatte Miescher nun einen fast unbegrenzten Vorrat an diesem neuen Stoff (wie er scherzhaft sagte, lieferten die Lachshoden „Tonnen von Nuklein“) und widmete die nächsten Jahre seinem Studium. Er fand, daß Nuklein mit einem Protein assoziiert war, das er „Protamin“ nannte, und es gelang ihm, viele chemischen und physikalischen Eigenschaften von Nuklein zu bestimmen, einschließlich seiner empirischen Formel.

Es ist recht traurig, sagen zu müssen, daß Mieschers Forscherkarriere nach diesem ersten glänzenden Erfolg sozusagen eine Antiklimax war. Dies ist um so überraschender, als er ein hervorragend begabter Mensch war. Vielleicht lag es daran, daß er, als der älteste von fünf Brüdern, alle Eigenarten eines Erstgeborenen hatte. So neigte er etwa eher dazu, konventionelle Fragen zu stellen als revolutionäre (Sulloway, 1983). Obgleich bald deutlich wurde, daß das Nuklein nichts anderes war als das Chromatin der Zytologen,

betrachtete Miescher es niemals als einen Träger genetischer Information. Statt genetische Fragen zu stellen, stellte er physiologische oder rein chemische Fragen, etwa: Woher bekommt der Körper den ganzen Phosphor zur Synthetisierung der großen Nukleinsmengen für die Spermaabildung? Miescher berichtete im Sommer 1872 an Hoppe-Seyler: „Als meine Aufgabe stellte ich mir, über die mehr physiologischen Verhältnisse des Nuclein zu arbeiten, Verbreitung, Bindungsweise, Art des Auftretens und Vergehens. Umsetzungen im Organismus“ (in Miescher, 1897).

Unter dem Einfluß von Carl Ludwig, Julius Sachs und Wilhelm His, übernahm Miescher die physikalistische und sehr mechanische Betrachtungsweise biologischer Phänomene, die damals modern war. Gut zum Ausdruck kommt dies in seiner Beschreibung des Befruchtungsvorganges, den er entsprechend der Kontakttheorie formuliert:

„Wenn nun der Begriff des Eies gegenüber der gewöhnlichen Zelle darin bestände, daß aus der Reihe der Faktoren, welche die active Anordnung bedingen, ein Glied herausgenommen ist? Denn sonst finden sich alle eigentlichen Zellenstoffe im Ei. Bei der Reifung des Eies zersetzt sich in ihm das Protamin unter Bildung von N (Hungerzustand, ungenügender Blutzutritt) und wird die sonst intacte Maschine stillgestellt, weil eine Schraube fehlt. Das Spermatozoon fügt an einem Punkte diese Schraube wieder ein und vervollständigt die active Anordnung. Mehr braucht es aber nicht. An diesem Punkte ist der chemisch-physikalische Ruhezustand nun gestört, fängt die Maschine wieder an zu arbeiten, jede Zelle liefert Protamin für ihre Nachbarzellen und so breitet sich die Bewegung nach bestimmten Gesetzen aus“ (Brief an Prof. Boehm, 2. Mai 1872; in Miescher, 1897).

Nicht ein Wort über die Verbindung der genetischen Eigenschaften der zwei elterlichen Gameten. Wie hoch Miescher die rein mechanischen Aspekte einschätzte, wird durch sein Interesse illustriert, „in welche Richtung und wie tief die Spermatozoen verschiedener Arten in die weiche protoplasmische Masse des Eis eindringen“.

Als ob die Erforschung des Nukleins relativ unwichtig wäre, wandte sich Miescher anderen Studien zu und widmete sich neben seiner Lehrtätigkeit vierzehn Jahre lang (von 1874 bis etwa 1887) der Erforschung der Lebensgeschichte und des Stoffwechsels des Lachses, der Chemie des Spermaschwanzes, der detaillierten morphologischen Struktur des Spermakopfes, der Chemie des Eidotters, der Ernährung in eidgenössischen Institutionen und dem Studium der Variation in der Blutchemie des Menschen je nach Höhenlage. Man hat den Eindruck, daß seine Forschungsziele vom Zufall bestimmt waren und nicht von Überlegungen über ihre wissenschaftliche Bedeutung. Erst später kehrte Miescher zur DNA-Forschung zurück und begann, von Weismanns Theorien angeregt, die „richtige“ Art von Fragen zu stellen. Doch es war zu spät, denn unglücklicherweise starb er bald darauf, im Alter von erst fünfzig Jahren, an Tuberkulose.

Heute weiß man, daß die DNA die chemische Basis des genetischen Programms ist, und seit der Entdeckung der Struktur des DNA-Moleküls durch Watson und Crick 1953 haben die Wissenschaftshistoriker ein großes Interesse an der Geschichte der DNA-Forschung. Etwa fünf oder sechs Bücher sind inzwischen über den Gegenstand veröffentlicht worden sowie auch lange Kapitel in verschiedenen allgemeinen Geschichtswerken der Biochemie [2]. In meiner eigenen Darstellung werden nur die Höhepunkte kurz berührt, und dabei will ich mich auf die biologischen Aspekte der DNA-Forschung konzentrieren.

Miescher studierte isolierte Zellkerne, d.h. Zellkerne, die von Zytoplasma getrennt worden waren. Dadurch wurde es ihm möglich, zahlreiche chemische Reagentien auf ihre Reaktion auf Nuklein zu testen. Es schien logisch, das auf diese Weise gewonnene Wissen auf ganze Zellen anzuwenden. Der erste, der dies tat, war der Zytologe Zacharias (1881): unter dem Mikroskop beobachtete er die Reaktion von Zellen auf verschiedene Reagentien. Es erwies sich, daß Zellkerne und Chromosomen gegen Pepsin und verdünnte Salzsäure resistent waren, sich in Laugen lösten und in Salzlösung anschwellen. Alles dies waren Merkmale von Mieschers Nuklein. Andere Zellelemente, beispielsweise die Spindelfasern, zeigten nicht dieselben Reaktionen wie das Nuklein. Dies veranlaßte Flemming (1882) zu der Aussage: „Es ist möglich, daß diese Substanz [Chromatin] geradezu identisch ist mit Nucleinkörpern, jedenfalls geht aus den Versuchen von Zacharias hervor, daß sie die Trägerin derselben ist, und wenn nicht aus Nuklein selbst, dann doch aus den Verbindungen besteht, aus denen dasselbe abgespalten wird. Ich behalte den Namen Chromatin so lange bei, bis der Entscheid hierüber durch die Chemie gegeben wird, und bezeichne mit ihm *ganz empirisch* [gesperrt] die Substanz im Zellkern, die bei Kerntinctionen die Farbe aufnimmt“ (Flemming, 1882, S.129).

In den darauffolgenden Jahren stimmten Hertwig, Strasburger, Kölliker und Sachs alle darin überein, daß Chromatin mit Nuklein identisch oder zumindest praktisch identisch sei. Dies war nicht nur die private Meinung der deutschen Zytologen; denn auch der russische Evolutionist Menzbir sagte 1893 (S.217): „So besteht kein Zweifel daran, daß allein das Chromatin für die erbliche Weitergabe von Merkmalen von den Eltern an ihre Kinder und, allgemein, für die Weitergabe von Artmerkmalen von einer Generation an die andere verantwortlich ist.“ Auch die Chemiker akzeptierten Zacharias Beweismaterial, denn Kossel bemerkte 1893: „Was die Histologen Chromatin nennen, ist im wesentlichen eine Nukleinsäureverbindung mit mehr oder weniger Albumin, bis zu einem gewissen Grade ist es vielleicht reine Nukleinsäure.“

In späteren Jahren wurde behauptet, das Nuklein der frühen Autoren sei ein höchst unreines Nukleoprotein gewesen, ein Gemisch aus DNA und einer großen Menge Protein, und es sei daher nicht berechtigt, diesen frühen Autoren das Verdienst zuzuschreiben, die DNA als das genetische Material entdeckt zu haben. Gewiß war das Nuklein von Miescher und Kossel keine absolut reine DNA, aber es war eindeutig nicht stark mit Protein verunreinigt, wie später behauptet wurde. Dies geht ohne jeden Zweifel aus den von Miescher und Kossel angegebenen empirischen Formeln hervor:

Miescher $C_{29}H_{49}N_9O_{22}P_3$

Kossel $C_{25}H_{36}N_9O_{20}P_3$

DNA (50% AT: 50% GC) $C_{29}H_{35}N_{11}O_{18}P_3$ [heute als richtig bekannt].

Mieschers Stichprobe ist vielleicht etwas hydrathaltig gewesen, aber weder Mieschers noch Kossels Formel lassen auf die Präsenz von Protein schließen. Wäre Protein vorhanden gewesen, so hätten die C- und N-Werte im Verhältnis zu P_3 viel höher sein müssen (wie mir W. McClure mitteilte).

Am Ende des Jahrhunderts schrieb E. B. Wilson in der zweiten Auflage seines großen klassischen Werkes *The Cell* (1900): „Chromatin ist wahrscheinlich identisch mit Nuklein ... daß die Kernsubstanz, und insbesondere das Chromatin, ein führender Faktor in der Vererbung ist, wird von der Tatsache der Reifung, Befruchtung und Zellteilung

in überzeugender Weise unterstützt“ (S.332). Am Ende jedoch brachte er einige Zweifel zum Ausdruck, „ob das Chromatin tatsächlich als das Idioplasma oder als die physikalische Grundlage der Vererbung betrachtet werden kann, wie Hertwig und Strasburger behaupten“ (S.359).

Sehr bald nach der Entdeckung des Nukleins wurde der Vorschlag gemacht (Sachs, 1882, S.718), es müsse einen chemischen Unterschied zwischen den Nukleinen verschiedener Arten geben. Schon 1871 hatte Hoppe-Seyler gezeigt, daß Hefe ein Nuklein besaß, und 1881 war dies inzwischen auch für höhere Pflanzen demonstriert worden. In den achtziger Jahren des 19. Jahrhunderts, als das Interesse an der Phylogenese seinen Gipfelpunkt erreicht hatte, erforschte man das Nuklein der niedrigen Wirbellosen in der Hoffnung, ein „primitives Nuklein“ zu entdecken, das viel einfacher sein würde als das Nuklein des Lachses. Man war gewaltig enttäuscht, als sich herausstellte, daß das Nuklein des Seeigels (*Arbacia*) im wesentlichen dasselbe war wie das des Lachses.

Die Natur des Keimplasmas

Kurz nachdem erkannt worden war, daß das Chromatin (weitgehend) aus DNA besteht, und auch, daß das Chromatin das Keimplasma ist, wurde die Frage aufgeworfen, ob das Chromatin im wesentlichen morphologischer oder chemischer Natur sei. Die Biologen lehnten fast einstimmig eine rein chemische Erklärung ab, indem sie darlegten, daß das Nuklein chemisch gesehen eine bei weitem zu einfache Substanz sei, um für die unglaublich komplexe Struktur des Keimplasmas verantwortlich zu sein. Boveri (1904) erläuterte seinen Gesichtspunkt anhand einer Analogie: Wenn man einen Zellkern mit einer Uhr vergleicht, dann „bezieht sich die Kernmorphologie wenigstens auf das Räderwerk der Uhr, die Kernchemie im besten Fall nur auf das Metall, aus dem die Räder geformt sind“ (1904, S.123). Hier haben wir wieder einen Fall, wo man vor lauter Bäumen den Wald nicht sah; denn die Lösung war schließlich, daß die Morphologie der (zu Boveris Zeiten noch unbekannten) Makromoleküle die bemerkenswerte Struktur des Keimplasmas erklärt.

Von den frühen Autoren hatte de Vries, der seine Ausbildung sowohl in Botanik als auch in physikalischer Chemie erhalten hatte, die am besten fundierten Ideen. Er hob hervor, das Keimplasma könne kein einfacher chemischer Stoff sein. „Die historischen Eigenschaften verlangen einen molekularen Bau von so komplizierter Natur, daß die jetzige Chemie uns bei unseren Erklärungsversuchen ganz im Stich läßt“ (1889, S.40). Sogar noch früher hatte Kölliker (1885, S.41) angedeutet, daß die Zellkerne von identischer chemischer Zusammensetzung aufgrund der Molekularstruktur ihrer effektiven Substanz (Idioplasma) unterschiedliche Wirkungen haben könnten. Prophetische Worte!

Gegen Ende der achtziger Jahre des 19. Jahrhunderts hatten die Zytologen alle Beiträge geleistet, die mit ihren Methoden zu gewinnen waren. Sie hatten so überzeugend wie möglich gezeigt, daß das Chromatin alle Anforderungen des genetischen Materials erfüllte und daß der Spermakopf fast völlig reine genetische Substanz war. Was genau diese Substanz in chemischer Beziehung war, interessierte sie nicht sonderlich, und ebenso wenig kümmerten sie sich um die Größe und Struktur seiner Moleküle. Dies war sonderbar, denn es hätte offensichtlich sein sollen, daß die Rolle der DNA in der Vererbung niemals geklärt werden konnte, solange man ihre Struktur nicht verstand. Beim

Durchsehen der Literatur stelle ich fest, daß diese Frage niemals wirklich ernsthaft gestellt worden ist, vielleicht einfach deshalb, weil die Methoden, mit denen die Information zur Beantwortung dieser Frage erlangt werden konnte, zu jener Zeit noch nicht zur Verfügung standen.

An diesem Punkt nahmen die Chemiker das Problem auf, und mehr als ein halbes Jahrhundert lang war die Suche nach dem Wesen der DNA ausschließlich eine Angelegenheit der Chemie. Als erstes war es notwendig zu bestätigen, daß das Nuklein tatsächlich eine von einem Protein völlig verschiedene Substanz war und daß es mit anderen phosphorreichen Substanzen in den Organismen (etwa Lecithin) nichts zu tun hatte. Mieschers Vorstellungen über diese Fragen waren noch recht verschwommen gewesen. Um die einzigartigen Merkmale des Nukleins zu beweisen, mußte man Methoden zur Reinigung dieses Stoffes entwickeln und sicherstellen, daß die Proteinkomponente entfernt worden war. Dies gelang Altmann (1889), und er nannte den proteinfreien Teil des Kernmaterials *Nukleinsäure*. Wie radikal verschieden die Nukleinsäuren von den Proteinen sind, erkannten die Chemiker bei weitem besser als die Biologen. Noch 1900 war Wilson der Ansicht, reine Nukleinsäuren gingen über eine Reihe von Stoffen, die immer weniger Phosphor enthielten, allmählich in Albumine über: „Sie variieren in ihrer Zusammensetzung mit variierenden physiologischen Bedingungen“ (S. 334).

Bei der Erforschung der reinen DNA standen den Forschern theoretisch zwei Wege offen. Sie konnten entweder das DNA-Molekül auseinanderbrechen und seine Komponenten bestimmen, oder aber sie konnten das Molekül als Ganzes studieren, wie man dies nach den zwanziger Jahren des 20. Jahrhunderts tat, nachdem Staudinger die Prinzipien der Chemie der Polymeren entwickelt hatte. Dieser zweite Weg war jedoch innerhalb des Begriffsrahmens der organischen Chemie um die Jahrhundertwende, als diese von den Vorstellungen der Kolloidchemie beherrscht war, unmöglich.

Während der nächsten fünfzig Jahre waren A. Kossel und P. A. Levene die zwei führenden Köpfe dieser Forschungsrichtung. Wie es Schritt für Schritt gelang, die chemische Natur des Nukleinsäuremoleküls zu klären, wird von den Historikern der Biochemie beschrieben (Fruton, 1972; Portugal und Cohen, 1977). Um 1910 schließlich war man sich allgemein darin einig, daß das DNA-Molekül vier Basen enthielt: zwei Purine (Guanin und Adenin) und zwei Pyrimidine (Cytosin und Thymin), ein Phosphat und einen Zucker. Doch bedurfte es weiterer vierzig Jahre, bis man – 1953 – erkannte, wie diese Bestandteile zusammengefügt sind.

Kossel (1853–1927) begann seine Arbeit am Nuklein 1879 in Hoppe-Seylers Laboratorium und konnte bereits im selben Jahr nachweisen, daß in den Aufspaltungsprodukten des Nukleins eine Base auftrat, Hypoxanthin. Schließlich zeigte er, daß das Hypoxanthin von einer anderen Base (Adenin) stammte; mit der Zeit führte seine Arbeit zur Entdeckung oder zum Erkennen der anderen drei Basen.

Phoebus Aaron Levene (1869–1940) wandte sich 1908 dem Feld der DNA-Forschung zu und übernahm bald dessen Führung. Bereits 1893 hatte Kossel gezeigt, daß ein Teil der Nukleinsäure in der Hefe Pentosezucker war, und 1909 identifizierten Levene und Jacobs diesen Zucker als eine Ribose. Andere Forscher gewannen ihre Nukleinsäure aus der Thymusdrüse des Kalbs („Thymo-Nukleinsäure“) und stießen auf einen anderen Zucker. Seine Identifizierung erwies sich als außerordentlich schwierig, aber schließlich (1929) wiesen Levene und Mitarbeiter nach, daß es eine 2-Desoxyribose war. Viele Jahre lang glaubte man, Ribose sei das Kohlenhydrat der Pflanzennukleinsäure und Desoxyribose das der tierischen Nukleinsäure. Letzten Endes fand man jedoch Ri-

bonukleinsäure (RNA) in der Bauchspeicheldrüse und in anderen tierischen Zellen und Desoxyribonukleinsäure (DNA) in den Kernen von Pflanzenzellen. Doch erst in den dreißiger Jahren ungefähr verstand man völlig, daß alle tierischen und alle pflanzlichen Zellen sowohl DNA als auch RNA enthalten. Die Zytochemiker hatten nur eine sehr verschwommene Vorstellung von der Funktion der Nukleinsäure in den Zellen, am häufigsten wurde die Ansicht vertreten, sie dienten als pH-Puffer oder erleichterten die Energieübertragung.

Die wechselnden Geschicke der Nukleinsäuretheorie der Vererbung

Als sich die Überzeugung verbreitete, die DNA sei ein recht kleines und einfaches Molekül, verlor der Glaube, daß sie fähig sei, die Entwicklung zu kontrollieren, allmählich an Überzeugungskraft. Wie konnte angesichts der ungeheuren Komplexität der Entwicklungsbahn ein solches Molekül für die Vererbung wichtig sein und die Entwicklung von der befruchteten Zygote bis zum voll ausgewachsenen Organismus kontrollieren? Dagegen schienen die großen Proteinmoleküle mit zwanzig verschiedenen Aminosäuren eine absolut unbegrenzte Zahl von Veränderungen und Kombinationen zu erlauben.

Doch nicht nur aus chemischen Gründen gaben die meisten Biologen nach 1900 die Idee auf, daß DNA das genetische Material sei. Sie waren auch besonders durch die Beobachtung beunruhigt, daß sich das Chromosomenmaterial während des mitotischen Zyklus nur in der Phase kräftig färbte, in der das Chromatin zu Chromosomen kondensiert wurde. In der Ruhephase der Zelle schienen sich die Chromosomen in eine kaum färbbare körnige Masse aufzulösen. (Zu jener Zeit gab es noch keinen DNA-spezifischen Farbstoff.) Boveri hatte bereits 1888 darauf hingewiesen, daß sich das Chromatin während der Ruhephase aus dem Chromosomengerüst verlore und zu Beginn des mitotischen Zyklus neu gebildet würde. Diese Auffassung setzte sich schließlich immer mehr durch und 1909 sagte Strasburger, das Chromatin „könne das ernährende Material für die Träger der Erbinheiten sein ... das Chromatin kann nicht die Erbsubstanz sein, da sie anschließend die Chromosomen verläßt und seine Menge in dem Zellkern, je nach ihrem Entwicklungsstadium, eine erhebliche Veränderung durchmacht“ (S. 108). 1920 behauptete Goldschmidt emphatisch: „Wenn wir, wie es üblich ist, das Nuklein der Chromosomen als das genetische Material ansehen, dann ist es absolut unmöglich, eine chemische Vorstellung von seinen verschiedenartigsten Wirkungen zu haben.“ In ähnlichem Sinne sagte Bateson (1916): „Die Annahme, daß voneinander nicht unterscheidbare und nach jedem bekannten Test in der Tat homogene Chromatinpartikel durch ihre materielle Natur alle Eigenschaften des Lebens übermitteln können, übersteigt die Grenzen sogar des überzeugtesten Materialismus.“

Sogar nachdem 1924 der hochspezifische und empfindliche Feulgen'sche Farbstoff (siehe unten) entdeckt worden war, stieß man noch auf Präparate (etwa Seeigel-Oozyten), in denen der Zellkern kein Chromatin zu enthalten schien. 1925 hatte sogar E. B. Wilson inzwischen den Gedanken aufgegeben, das Nuklein könne das genetische Material sein: „So weit die Farbreaktionen zeigen, ist es nicht die basophile Komponente (Nukleinsäure), die bestehen bleibt, sondern die sogenannte achromatische oder oxyphile Substanz. Die Nukleinsäurekomponente kommt und geht in den verschiedenen Phasen der Zellaktivitäten.“

Verantwortlich für diese Ernüchterung war nicht nur die zerstörende Wirkung der üblichen Methoden der organischen Chemie und das Fehlen guter Methoden zur Mes-

sung der DNA-Menge in allen Phasen der Mitose, sondern auch einige recht überholte Ansichten über das Wesen chemischer Wechselwirkungen. Strasburger (1910, S. 359) zum Beispiel bestritt die Auffassung „der echten Befruchtung als eines rein chemischen Vorganges, daher auch jeder chemischen Theorie der Vererbung . . . für mich liegt die Essenz der Befruchtung in der Vereinigung organisierter Elemente.“ Im Jahre 1910 war es gerechtfertigt, dies zu sagen, denn zu jener Zeit herrschten noch recht simple Vorstellungen von chemischen Vorgängen, und das Konzept komplexer, dreidimensionaler Makromoleküle war noch nicht geboren.

Obleich man während der ersten drei Jahrzehnte des Jahrhunderts eine Menge über die chemische Zusammensetzung der DNA lernte, machte das Verständnis des Moleküls als Ganzem und seiner biologischen Wirkung nur geringe Fortschritte. Während dieser ganzen Zeitspanne nahm man irrümlicherweise an, die vier Basen träten in der Nukleinsäure zu gleichen Teilen auf; diese Überzeugung war die Grundlage für die sogenannte Tetranukleotidentheorie der DNA-Struktur. Dieser Theorie zufolge war die Nukleinsäure ein relativ kleines Molekül mit einem Molekulargewicht von etwa 1500. Man darf nicht vergessen, daß sich Kossel und Levene, um zu den Bestandteilen der DNA zu gelangen, der recht groben analytischen Methoden der organischen Chemie bedienen mußten. Wie wir heute wissen, zerstören diese die DNA, die tatsächlich ein außerordentlich großes Molekül ist. Zu jener Zeit jedoch paßten die geringen Molekulargewichte, zu denen man mit verschiedenen Methoden gelangte, recht gut in die Vorstellungen der zu jener Zeit vorherrschenden Kolloidchemie. Weitere Fortschritte mußten warten, bis die Kolloidchemie in den zwanziger und dreißiger Jahren an Ansehen verlor und die Chemie der Polymeren entstand [3].

Das neue Konzept der polymerisierten Makromoleküle übte eine große Anziehungskraft aus, da es den alten Traum so vieler mechanistischer Biologen zu erfüllen schien, daß alles biologische Material „letztlich aus Kristallen besteht“. Sobald Staudingers neue Polymeren-Theorie vorlag, spekulierte Kol'tsov (1928; 1939) ungeniert über die kristalline Natur des Materials in den Chromosomen. Sechzehn Jahre später schlug Schrödinger (1944) seine Theorie aperiodischer Kristalle vor, eingestandenermaßen unter dem Einfluß einer Schrift, deren Seniorautor, Timofeeff-Ressovsky, Mitarbeiter Kol'tsovs gewesen war [4].

Da polymerisierte Moleküle leicht in ihre Bestandteile zerfallen, waren zu ihrer Extraktion weit feinere Methoden erforderlich als die, denen sich Kossel und Levene bedient hatten. Mit solchen Methoden, wie sie insbesondere von der schwedischen Schule von Hammarsten angewandt wurden, erhielt man ein Produkt, das „schneeweiß und von einer sonderbaren Konsistenz wie Schießbaumwolle“ war, und mit den abgebauten Produkten der gröberen Extraktionsmethoden nichts gemein hatte.

Das Studium solcher großen Moleküle verlangte völlig neue Methoden, und als diese (Ultrazentrifugieren, Filtrieren, Lichtabsorption usw.) in den dreißiger und vierziger Jahren von Caspersson und anderen angewandt wurden, stellte sich zu jedermanns großem Erstaunen heraus, daß die DNA-Moleküle mit einem Molekulargewicht von 500 000 bis zu einer Million um mehr als zwei Größenordnungen größer waren als die früheren Schätzungen (1500). In der Tat waren sie erheblich größer als Proteinmoleküle. Mit diesen neuen Befunden wurde ein wichtiger Einwand gegen die Theorie, daß die DNA der Träger der genetischen Information sei, aus dem Wege geräumt. Als nächstes war es nötig – und dieser Anforderung zu entsprechen war erheblich schwerer – eine Technik zu finden, mit der man die DNA sauber und vollständig von dem Protein

trennen könnte, und mit biologischen Mitteln zu zeigen, daß die DNA-Komponente tatsächlich allein für die Weitergabe des Erbguts verantwortlich ist. Dies gelang 1944.

Oswald Theodore Avery (1877–1955) und seine Mitarbeiter erbrachten diesen Nachweis, als sie über das Transformationsprinzip des Pneumoniebakteriums arbeiteten [5]. Schon seit langem war bekannt gewesen, daß Pneumokokken in verschiedenen Typen mit unterschiedlicher Virulenz auftreten. 1928 injizierte der britische Bakteriologe F. Griffith (1877–1941) einem Stamm von Mäusen gleichzeitig lebende nicht virulente Pneumokokken vom Typ R (rough = rau) und durch Hitze abgetötete virulente Zellen des S-Typs (smooth = glatt) und entdeckte, daß viele Tiere starben und ihr Blut lebende Organismen des S-Typs enthielt. Das bedeutete, daß die lebenden nicht-virulenten R-Bakterien etwas von den toten Zellen des S-Typs erworben hatten, was zur Transformation des harmlosen R-Typs zu virulenten Organismen des S-Typs führte. Wie man es später interpretierte, war durch das „Transformationsprinzip“ eine genetische Information übertragen worden. Nach vielen Jahren des Experimentierens gelang es Avery, Macleod und McCarthy (1944) zu zeigen, daß das Transformationsprinzip in einer zellfreien, wässrigen Lösung aus DNA bestand. Daß es tatsächlich reine DNA und kein assoziiertes Protein war (wie einige von Averys Gegnern behaupteten), wurde durch eine Reihe außerordentlich empfindlicher Tests bewiesen (Immunreaktion usw.) Die DNA-Lösung zeigte auf keinen der Proteintests auch nur die geringste Reaktion. Außerdem wiesen Avery und Kollegen nach, daß kein chemisches Mutagen beteiligt war, weil die spezielle erbliche Modifikation vorhersagbar war. Die Autonomie des Materials wurde weiterhin durch ihre Autoreproduktion in transformierten Zellen bestätigt und, in einigen späteren Versuchen, durch Koppelungsstudien. Schließlich wurde durch Behandlung mit einem höchst spezifischen Enzym, Desoxyribonuklease, eine völlige und irreversible Inaktivierung der transformierenden Substanz erreicht. Das Molekulargewicht betrug etwa 500000 und die Absorptionseigenschaften für ultraviolette Strahlen entsprachen denen, die für Nukleinsäuren charakteristisch sind.

Avery und seine Gruppe blieben bei der Bewertung ihrer Befunde außerordentlich vorsichtig (vielleicht zu vorsichtig!), aber das Beweismaterial war derart überzeugend, daß sie ihre These nicht mehr zu beweisen brauchten; die Dinge hatten sich gewendet, und es war nun an Averys Gegnern, seinen Anspruch zu widerlegen.

Der Anstoß, der von Averys Befunden ausging, war elektrisierend. Ich kann dies aus eigener persönlicher Erfahrung bestätigen, da ich während der zweiten Hälfte der vierziger Jahre meine Sommer in Cold Spring Harbor verbrachte. Meine Freunde und ich waren alle davon überzeugt, daß die DNA nunmehr schlüssig als genetisches Material bewiesen war. Burnet schrieb nach einem Besuch in Averys Laboratorium 1943 seiner Frau nach Hause: „Avery hat gerade eine ungeheuer erregende Entdeckung gemacht, die, recht grob ausgedrückt, nicht mehr und nicht weniger ist als die Isolation eines reinen Gens in der Form der Desoxyribonukleinsäure“ (Olby, 1974, S. 205). Diese Entdeckung wurde allein 1946 auf sechs wichtigen Konferenzen erörtert. Natürlich waren nicht alle bekehrt, und Muller (1947) drückte sich recht skeptisch aus. Goldschmidt war sogar noch 1955 voller Zweifel: „Wir kommen zu dem Schluß, ... daß es nicht als Dogma oder bewiesene Tatsache aufgestellt werden kann, daß die DNA das genetische Material ist“ (S. 56). Goldschmidt war 76 Jahre alt, als er dies schrieb. Doch war der Widerstand nicht auf die älteren Genetiker beschränkt, einige Biochemiker, etwa A. E. Mirsky, waren sogar noch weniger überzeugt.

Die Skeptiker warfen die Frage auf, ob tatsächlich die reine DNA das transformierende Agens sei oder nicht eine winzige Menge Protein, die mit ihr vermischt ist; diese Möglichkeit wurde von Mirsky und einigen anderen Zweiflern vorgebracht. Unter ihnen waren bezeichnenderweise die Mehrheit der Forscher der sogenannten „Phagengruppe“, einschließlich Delbrücks und Lurias, von denen keiner große Kenntnisse in Biochemie hatte. Obgleich sie sich über Averys Funde völlig klar waren, übernahmen sie dennoch die Tetranukleotiden-Theorie, denn sie konnten nicht glauben, daß die DNA die notwendige Komplexität besitzen könne, um das genetische Material zu sein. Ihr Skeptizismus hatte erhebliches Gewicht, da die Phagen-Gruppe zu jener Zeit in der Molekularbiologie beherrschend war. Sie wurden schließlich bekehrt, als Angehörige ihrer eigenen Gruppe (Hershey und Chase) ein Experiment mit radioaktiv markierten bakterienzerstörenden Viren (Bakteriophagen) durchführten. Die leeren Proteinhüllen („ghosts“), markiert mit S^{35} der Phagen ließen sich experimentell weitgehend von den infizierten Bakterien trennen, die wenig oder kein S^{35} aufgenommen hatten, während der mit P^{32} (radioaktivem Phosphor) markierte Inhalt dieser Phagen nunmehr in den Bakterien und nicht in den leeren Hüllen gefunden wurde. Obgleich dies eigentlich eine weniger präzise Analyse war als die Averys, wurde sie von der Phagengruppe als überzeugend akzeptiert (Wyatt, 1974).

Die Veröffentlichung von Averys Befunden setzte, wie Erwin Chargaff es später nannte, eine wahre „Lawine“ der Nukleinsäureforschung in Gang. Chargaff selbst berichtete, daß er alles liegen und stehen ließ, was er zu jener Zeit tat, und sich unverzüglich dem Gebiet der Nukleinsäuren zuwandte (Chargaff, 1970). Man muß daran denken, daß nur sehr wenige Forscher über die erforderliche Vorbildung dafür verfügten. Insbesondere die Genetiker besaßen, gleichgültig, wie stark sie sich für Averys neue Entdeckung interessierten, keine der notwendigen Qualifikationen. Die Tatsache, daß von ihrer Seite keine aktive Forschung auf diesem Gebiet betrieben wurde, berechtigt nicht zu der Behauptung, sie seien sich der Bedeutung von Averys Befunden nicht bewußt gewesen; zumindest auf die jüngeren unter ihnen trifft dies keineswegs zu.

Die beiden Forscher, die während der darauffolgenden Jahre die wichtigsten Beiträge leisteten, waren Chargaff und André Boivin. Chargaff (1950) zeigte, daß in jedem beliebigen Typ von Organismus das Verhältnis von Adenin (Purin) zu Thymin (Pyrimidin) wie auch das von Guanin (Purin) zu Cytosin (Pyrimidin) immer nahe bei 1 liegt (daß es genau 1 ist, erkannte Chargaff allem Anschein nach zunächst nicht, ebenso wenig wie die molekulare Bedeutung dieser Tatsache) und daß das Verhältnis $A + T$ zu $G + C$ für jeden Organismus verschieden ist. Bei seinen frühen Arbeiten zum Beispiel stellte er fest, daß dieses Verhältnis bei Hefe 1,85 und im Tuberkelbazillus 0,42 betrug. Chargaffs Befunde widerlegten entscheidend Levenes Tetranukleotiden-Hypothese, nach der alle Basen mit gleicher Frequenz auftraten. Nunmehr war der Weg frei für eine neue Molekulartheorie der DNA. Wie sich später erwies, war die von Chargaff entdeckte Basenpaarung (Purin und Pyrimidin) einer der wichtigsten Hinweise bei der späteren Konstruktion der Doppelhelix.

Erinnern wir uns daran, daß es zwei Nukleinsäuren gibt, die Desoxyribonukleinsäure (DNA) und die Ribo(se)nukleinsäure (RNA). Nachdem gezeigt worden war, daß von diesen nicht eine auf die Tiere und die andere auf die Pflanzen beschränkt ist, erhob sich die Frage, welche Rolle sie in der Zelle spielten, und spezifischer, wo in der Zelle sie lokalisiert seien. Daß die DNA für Zellkerne charakteristisch ist, wußte man seit Miescher, und auch dafür, daß die RNA die typische Nukleinsäure des Zytoplasmas ist, hatte es

seit langem Hinweise gegeben; ob aber diffundierte DNA auch im Zytoplasma und einige RNA auch im Zellkern aufträte, blieb umstritten. Man brauchte auf unversehrte Zellen anwendbare Methoden, mit denen man zwischen DNA und RNA unterscheiden konnte. Mit anderen Worten: der weitere Fortschritt hing von technischen Durchbrüchen ab. 1923 führte der Zytochemiker R. Feulgen (1884–1955) ein Färbeverfahren (eine Aldehydreaktion) ein – später als Feulgen-Reaktion bezeichnet –, das für DNA spezifisch war. Damit war die schlüssige Bestätigung möglich, daß die DNA auf den Zellkern beschränkt ist (mit Ausnahme der besonderen DNA einiger Zellorganellen). Einige weitere Jahre waren nötig; bevor eine spezifische RNA-Reaktion entdeckt wurde (Brachet, 1940; 1941; Caspersson, 1941) [6]. Damit war der klare Nachweis möglich, daß RNA im Nukleolus und im Zytoplasma auftritt.

Aufgrund der zytologischen Forschungen der vorangehenden Generationen konnte man quantitative wie auch qualitative Vorhersagen über die Zellkern-DNA machen:

1. Da das Chromatin vor jeder Zellteilung verdoppelt und dann gleichmäßig geteilt wird, sollten alle durch Mitose produzierten Zellen eine identische DNA-Menge enthalten.
2. In diploiden Organismen sollten die Gameten, aufgrund der Reduktionsteilung, die halbe Menge der DNA somatischer Zellen besitzen.
3. Nach der relativen Seltenheit der Mutationen zu schließen, muß die DNA eine extrem stabile Verbindung sein.
4. Da während der Befruchtung zwei recht verschiedene Sätze von DNA zusammenkommen, müssen sie die Fähigkeit haben, harmonisch zusammenzuarbeiten.
5. Angesichts der ungeheuren genetischen Variation, die auf jeder Ebene, vom lokalen Genpool bis hin zu den höchsten Taxa, beobachtet wird, muß die DNA imstande sein, eine sehr große Zahl möglicher Gestalten anzunehmen.

Die neuen Methoden zur Bestimmung der DNA-Menge pro Zelle erlaubten bald die Bestätigung von zwei quantitativen Vorhersagen. Durch die Entwicklung von Methoden zur Bestimmung der genauen DNA-Menge in einer Zelle konnten Boivin und seine Mitarbeiter, die Vendrelys (1949) zeigen, daß eine diploide Zelle doppelt so viel DNA enthält wie eine haploide Zelle. Später wies man nach, daß polyploide Zellen die erwarteten Vielfachen der DNA haploider Zellen besitzen. Alle diese Befunde bestätigten die Assoziation der DNA mit den Chromosomen. Weitere Studien ergaben, daß sich DNA und RNA in Zellen mit unterschiedlichen Stoffwechseltätigkeiten sehr verschieden verhalten. Die DNA-Menge in den Zellkernen war immer konstant, zum Beispiel selbst bei stark ausgehungerten Ratten, wohingegen die RNA-Menge in solchen Individuen rapide abnahm. „Die Unveränderlichkeit der DNA scheint eine natürliche Folge der besonderen Funktion zu sein, die man ihr nun zuschreibt, nämlich der, der Verwahrungsort der Erbeigenschaften der Art zu sein“ (Mandel et al., 1948, S. 2020–2021).

Die Entdeckung der Doppelhelix

Man lernte in diesen Jahren viel über die DNA, und die Schlüsse, die gezogen wurden, waren häufig bemerkenswert prophetisch. Die metabolische Trägheit der DNA etwa schien die unter den Genetikern weitverbreitete Spekulation zu bestätigen, daß das Gen als „Matrize“ fungiere: „Die logische Konsequenz ist, daß das Gen nicht irgendetwas zu

„tun“ braucht [im Stoffwechsel der Zelle], sondern daß es lediglich einen Plan für die Synthese liefert“ (Mazia, 1952, S. 115). Die absolute quantitative Konstanz der DNA stimmte perfekt mit diesem Postulat überein.

Um die Frage zu beantworten, auf welche Weise das Gen als Matrize dienen könnte, war es nötig, mehr über die Struktur der DNA-Moleküle in Erfahrung zu bringen. Eine Reihe von Forschern hatte dies erkannt. Seit Levene wußte man, daß die DNA eine Längsstruktur haben mußte, die aus einem Skelett aus Desoxyribose und Phosphat besteht, an dem irgendwie die Basen befestigt sind. Zu entdecken war, auf welche Weise die drei Arten von Molekülen miteinander verbunden waren. Nur dann würde es möglich sein zu bestimmen, wie die DNA ihre genetische Funktion ausüben konnte. Vor allem drei Laboratorien befanden sich auf einer eifrigen Suche nach diesem Ziel und hatten, als sie ihre Forschungen aufnahmen, vermutlich alle die gleichen Erfolgchancen. Eins dieser Laboratorien war das von Linus Pauling am California Institute of Technology in Pasadena; Pauling hatte die Alphahelixstruktur der Proteine entdeckt und wichtige Beiträge zum Verständnis der die Moleküle zusammenbindenden Kräfte geleistet.

Die zweite Gruppe, Maurice Wilkins und seine Mitarbeiter, arbeiteten am Kings College in London. Ihr Spezialgebiet war die Röntgenstrahlen-Kristallographie, und Rosalind Franklin aus dieser Gruppe gelangen hervorragende Bilder des Röntgenstrahlenbrechungsmusters der DNA. Ihre Arbeit wie auch andere Befunde warfen mehrere Fragen auf: Ist das Skelett des DNA-Moleküls gerade oder spiralartig gedreht? Gibt es nur eine einzige Spirale oder zwei oder drei? Und wie sind die Purin-Pyrimidin-Basen mit dem Skelett verbunden? Sind die Basen von außen angelagert wie die Borsten an einem Lampenputzer? Oder, wenn es eine Doppel- oder Tripelhelix ist, befinden sich die Borsten an der Innenseite, und wie sind diese Basen miteinander verbunden? Diese und viele andere Fragen waren von Pauling und der Gruppe am Kings College aufgeworfen, aber noch nicht beantwortet worden, als eine dritte Forschergruppe, in Cambridge, mit dem Studium der DNA begann: James D. Watson und Francis Crick.

Genauer über die einzelnen Fortschritte wie auch die falschen Vermutungen und zahllosen Enttäuschungen der drei Forschergruppen braucht nicht erzählt zu werden, da dies bereits so oft und so gut getan worden ist (Olby, 1974; Judson, 1979). Wichtig ist, darauf hinzuweisen, daß einer der Forscher, James D. Watson, mehr als alle anderen die entscheidende Bedeutung des DNA-Moleküls in der Biologie erkannt hatte und daß ihn diese Erkenntnis unerbittlich drängte, die Arbeit zu einem erfolgreichen Abschluß zu bringen, obgleich seine technischen Qualifikationen für diese Aufgabe recht bescheiden waren. Noch 1950 hatte sich Wilkins gefragt, „wofür die Nukleinsäure in den Zellen da sei“.

Watson (geboren 1928) hatte die Forschungen für seine Doktorarbeit in Bloomington, Indiana, unter S. E. Luria durchgeführt. Dort und in Cold Spring Harbor hatte er die Bedeutung der DNA begreifen gelernt und sich, als andere Forschungspläne, die er gehabt hatte, aus technischen Gründen nicht realisierbar waren, entschieden, nach England zu gehen und sich dort der DNA-Forschung zu widmen. Am Cavendish Laboratorium in Cambridge fand er in Francis Crick (geboren 1916) eine verwandte Seele. Ebenso brillant wie Watson, verfügte Crick über einen Teil des Know-how, das Watson fehlte, war aber, zumindest zu Beginn, auch nicht annähernd so überzeugt von der Wichtigkeit der DNA wie Watson. Beiden fehlte es in hohem Maße an spezifischen Kenntnissen; dadurch aber, daß sie mit vielen Leuten sprachen, einschlägige Laboratorien besuchten und endlich mit mehreren Modellen herumexperimentierten, entdeckten sie

schließlich im Februar und März 1953 die richtige Lösung. Ausgeschnittene Modelle der verschiedenen Teilmoleküle halfen ihnen viel dabei, zu der dreidimensionalen DNA-Struktur zu gelangen.

Das entscheidend wichtige „Informationsbit“ war Chargaffs (1950) Entdeckung des 1:1 Verhältnisses von Purinen und Pyrimidinen (AT und GC). Obgleich diese Entdeckung bereits seit zwei Jahren bekannt war, war sie von allen drei DNA-Forschergruppen praktisch nicht zur Kenntnis genommen worden. Als Watson und Crick schließlich die Bedeutung dieser Zahlenrelation erkannten, brauchten sie nur noch drei Wochen des Herumprobierens mit ihren ausgeschnittenen Modellen, um zu der richtigen Struktur zu gelangen.

Das endgültige Resultat, mit dem heute jeder höhere Schüler vertraut ist, lautete, daß die DNA eine Doppelhelix ist, und daß die zwei Stränge wie die Stufen einer Wendeltreppe durch eine Reihenfolge von Basenpaaren (ein Purin und ein Pyrimidin) miteinander verbunden sind. Die Reihenfolge der vier möglichen Basenpaare (AT, TA, CG, GC) liefert, wie bald danach entdeckt wurde, die genetische Information. Diese Information gilt als Plan oder Anweisung für die Zusammensetzung von Polypeptiden und Proteinen und kontrolliert somit die Zelldifferenzierung. Watson und Cricks Doppelhelix stimmte so vollkommen mit allen Fakten überein, daß sie fast unverzüglich von allen übernommen wurde, auch von den zwei am stärksten konkurrierenden Laboratorien, dem von Pauling und dem von Wilkins. Dies zerstreute alle etwaigen verbleibenden Zweifel daran, ob die DNA nun wirklich das genetische Material sei oder nicht.

Wie Roux sich dies 1883 vorgestellt hatte, ist der zugrundeliegende Prozeß der Transmissionsgenetik die Teilung eines Zellkerns in „zwei identische Hälften“. Allerdings stimmt bei dieser Formulierung die Betonung nicht ganz. Der entscheidende Schritt ist tatsächlich die Verdoppelung des genetischen Materials, gefolgt von seiner Aufspaltung in zwei Tochterzellen. Das unerläßliche Ereignis bei der Zellteilung ist somit die exakte Replikation der DNA. Wie dies bewerkstelligt werden konnte, war bis zur Entdeckung der Doppelhelix ein völliges Rätsel gewesen. Dies war Watson und Crick sofort klar, als sie in ihrer Originalmitteilung (1953 a, S. 737) recht zurückhaltend sagten: „Es ist unserer Aufmerksamkeit nicht entgangen, daß die spezifische Paarbildung [der Basen], die wir postuliert haben, unmittelbar auf einen möglichen Kopiermechanismus für das genetische Material hinweist.“ Wie sie in einer späteren Publikation darstellen, entstehen durch das Aufdrehen der Helix bei gleichzeitigem Brechen der Verbindungen zwischen den Purin- und Pyrimidinbasen zwei Matrizen, die als Replikationsmechanismus der DNA fungieren.

Das Verstehen der Doppelhelix und ihrer Funktion hatte eine tiefgreifende Wirkung nicht nur auf die Genetik, sondern auch auf die Embryologie, Physiologie, Evolutionstheorie und sogar auf die Philosophie (Delbrück, 1971). Die Frage Genotyp – Phänotyp konnte nun definitiv gestellt werden, und die Theorie der Vererbung erworbener Eigenschaften wurde ein für alle Mal ad acta gelegt. Obgleich bereits in den achtziger und neunziger Jahren des 19. Jahrhunderts wiederholt Zweifel daran geäußert wurden, daß das genetische Material das Baumaterial des Körpers sein könne, und obgleich im Jahre 1908 die Ausdrücke „Genotypus“ und „Phänotypus“ eingeführt worden waren, hatte man erst 1944 erkannt, wie grundlegend verschieden Genotyp und Phänotyp sind. Und erst ab 1953 verstand man, daß die DNA des Genotyps selbst nicht in die Entwicklungsbahn eingeht, sondern lediglich als ein Satz von Anweisungen fungiert. Der Durchbruch der Molekularbiologie in den fünfziger Jahren des 20. Jahrhunderts koinzierte mit der

Geburt der Informatik und einige Schlüsselworte dieses neuen Gebiets, wie Programm und Code, standen nun der Molekulargenetik zur Verfügung.

Das codierte „genetische Programm“, das von einer Generation zur anderen modifiziert wird und historische Information enthält, wurde zu einem vertrauten und mächtigen Konzept. Eine Geschichte der Vorläufer dieses Konzepts ist noch nicht geschrieben. Herings (1870) und Semons (1904) Begriff des *Mneme*, obgleich ursprünglich zur Verteidigung einer Vererbung erworbener Eigenschaften eingeführt, gehört definitiv zu dieser Tradition. Sogar noch näher kommt His bei seinem Vergleich (1901) der Aktivität des Keimplasmas mit der Produktion von Botschaften, deren Konsequenzen bei weitem komplexer sein können als die einfache Botschaft. Dennoch war die Vorstellung des genetischen Programms als eines „unmoved mover“ (Delbrück, 1971; „unbewegter Beweger“) derart neuartig, daß ihr vor den vierziger Jahren niemand auch nur nahegekommen war.

Kaum jemals in der ganzen Geschichte der Biologie hat es einen entscheidenderen Durchbruch gegeben als die Entdeckung der Doppelhelix. Ich stimme mit Beadles (1969, S.2) Einschätzung überein: „Ich habe viele Male gesagt, daß ich das Herausarbeiten der detaillierten DNA-Struktur für eine der großen Leistungen der Biologie im 20. Jahrhundert halte, vergleichbar in ihrer Bedeutung mit den Leistungen von Darwin und Mendel im 19. Jahrhundert. Ich sage dies, weil die Watson-Crick-Struktur unverzüglich erkennen ließ, wie sie sich in jeder Zellgeneration verdoppelt oder kopiert, wie sie in Entwicklung und Funktion benutzt wird und wie sie die Mutationen erfährt, die die Grundlage der organischen Evolution darstellen.“

Das Verständnis der Doppelspirale öffnete das Tor zu einem ungeheuer großen und erregenden neuen Forschungsfeld, und es ist keine Übertreibung, wenn man sagt, daß in der Folge die Biologie während der nächsten fünfzehn Jahre völlig von der Molekularbiologie beherrscht war [7]. Die lange Suche nach der wahren Natur der Vererbung war zu Ende. Die offenen Fragen waren nunmehr zunehmend Fragen physiologischer Art, befaßten sich mit der Funktion von Genen und ihrer Rolle in Ontogenie und Neurophysiologie. Das Kapitel der Transmissionsgenetik war jedoch abgeschlossen.

Kein Befund der Transmissionsgenetik (zusammengefaßt in Kapitel 17) wurde von den Befunden der Molekularbiologie in wichtiger Weise verändert. Erinnern wir uns daran, daß die Feinstrukturanalyse des Gens (Benzers Anerkennung von Untereinheiten) mit den Methoden der klassischen Genetik erzielt wurde, nicht mit biochemischen Methoden. Gelegentlich hört man die Behauptung, die Transmissionsgenetik sei aufgrund der neuen Ansätze der Molekularbiologie zur Molekulargenetik „reduziert“ worden, doch entbehrt dies jeglicher Fundamente (Hull, 1974). Daß Gene Moleküle sind, hatten die Biologen bereits in den achtziger Jahren des 19. Jahrhunderts postuliert und die Mehrheit der führenden Mendelisten hatte sich dem angeschlossen. Vor 1944 war dies allerdings lediglich eine Hypothese. Es ist unzweifelhaft die Leistung der Molekularbiologie, die chemische Erklärung für die Phänomene der Transmissionsgenetik geliefert zu haben. Die DNA-Struktur (Doppelhelix):

1. erklärt die Natur der linearen Abfolge von Genen,
2. enthüllt den Mechanismus für die genaue Replikation von Genen,
3. erklärt auf chemische Weise die Natur von Mutationen und
4. zeigt, warum Mutation, Rekombination und Funktion auf der Molekularebene trennbare Phänomene sind.

Weit größer war die Bedeutung der Molekularbiologie für unser Verständnis der Genfunktion; hier hat sich ein völlig neues Grenzgebiet aufgetan. Die Einteilung von Genen in verschiedene Kategorien (etwa Struktur-, Regulator- und repetitive DNA) ist immer noch vorläufig. Die Rolle der Nukleosomen und der verschiedenen Proteine in dem Eukaryonten-Chromosom ist nur sehr elementar verstanden und die Rolle von Introns, Transposons und vermutlich „stummer“ DNA ein Rätsel. Fast jeden Monat werden neue Erscheinungen entdeckt, die uns mit neuen Rätseln konfrontieren. Das wenige, was wir verstehen, scheint darauf hinzudeuten, daß alle diese Phänomene mit der Regulation der Genfunktion zu tun haben. Das Kapitel der Molekulargenetik ist noch bei weitem nicht abgeschlossen.

Die Genetik im modernen Denken

Wenige andere Zweige der Biologie haben eine derart tiefreichende Wirkung auf das Denken und die Angelegenheiten der Menschen ausgeübt. Dieses Thema ist weitaus zu umfassend, als daß man es in ein paar Seiten angemessen behandeln könnte, und ich kann nichts anderes tun, als auf die diversen Anwendungen des genetischen Denkens aufmerksam zu machen.

Daß bestimmte Krankheiten des Menschen eine genetische Ursache haben können, war seit langem bekannt, da diese Krankheiten oft Familienkrankheiten sind. Eines der am besten bekannten Beispiele ist die Hämophilie, die unter den männlichen Nachkommen der Königin Viktoria weitverbreitet war. Die Polydaktylie wurde im 18. Jahrhundert von Maupertuis und Réaumur beschrieben. Inzwischen ist die Liste der Erbkrankheiten des Menschen auf viele Hundert angewachsen, und in vielen Fällen weiß man heute sogar genau, auf welchem Chromosom das mutierende Gen liegt (Lenz, 1981, McKusick, 1983) [8].

Drei Aspekte der Humangenetik sind von speziellem Interesse. Erstens, daß einige Erbkrankheiten des Menschen Stoffwechseldefekte sind. Der englische Arzt Garrod hatte bereits 1902 behauptet, daß die Alkaptonurie durch eine Unterbrechung einer Reaktionssequenz im Stoffwechsel verursacht würde und daß die Unterbrechung durch das angeborene Fehlen eines spezifischen Enzyms bedingt sei (siehe auch Garrod, 1909). Zwar blieb Garrods Theorie nach ihrer Veröffentlichung zunächst weitgehend unbeachtet, doch spielte sie später, nach ihrer Wiederentdeckung durch Beadle und Tatum eine wichtige Rolle in der Entwicklung der physiologischen Genetik.

Ein weiterer wichtiger Aspekt der Humangenetik ist, daß sie die Genetiker gezwungen hat, auch solche phänotypischen Erscheinungen zu studieren, die einen etwas unorthodoxen Erbgang haben. So ist es nunmehr evident, daß das für Schizophrenie verantwortliche Gen oder der entsprechende Gensatz eine recht geringe „Penetranz“ hat. Das bedeutet, daß sich diese Krankheit bei einem Menschen unter Umständen nicht manifestiert, obgleich er oder sie die genetische Veranlagung dafür besitzt. Gene mit niedriger Penetranz sind bei *Drosophila* recht weitverbreitet (s. die Arbeiten von Timofeeff-Resovsky und Goldschmidt), aber aus Gründen, die offensichtlich sind, vermeiden die Genetiker ihre Erforschung. Es gibt andere Gene, die in der Expressivität variabel sind (z. B. allem Anschein nach die Gene für Diabetes), und das Studium solcher Gene hat ebenfalls unser Verständnis der Erbgänge erweitert.

Vielleicht der weitestreichende Einfluß des genetischen Denkens auf den modernen Menschen besteht darin, daß es den Gedanken aufkommen ließ, möglicherweise besäßen fast alle menschlichen Eigenheiten teilweise eine genetische Grundlage. Dieser Anspruch wird nicht nur für körperliche, sondern auch für geistige Attribute und Verhaltensmerkmale erhoben. Der relative Beitrag der genetischen Konstitution zu nicht-körperlichen menschlichen Charakteristika, insbesondere zur Intelligenz, gehört zu den umstrittensten biologischen und sozialen Fragen unserer heutigen Zeit.

Als letztes könnte man darauf hinweisen, wie wichtig die Genetik in der Tier- und Pflanzenzucht geworden ist. Die Milchproduktion der Milchkühe und die Eierproduktion der Hühner sind zwei Beispiele der großartigen Leistungen der Tiergenetik. Das Züchten krankheitsresistenter Kulturpflanzen und die Entwicklung von Hybridenmais und kurzstämmigen Getreidepflanzen sind andere Beispiele. Selbst wenn die sogenannte grüne Revolution nicht ganz so erfolgreich war, wie man vorausgesagt hatte, so hat sie doch dazu beigetragen, die Produktivität vieler Kulturpflanzen zu steigern, gelegentlich sogar dramatisch. Der urzeitliche Mensch erzielte in Tausenden von Jahren geringere Fortschritte bei seinen Bemühungen um die Verbesserung von Kulturpflanzen, als die moderne Genetik in einer Zeitspanne von zehn Jahren zu erreichen imstande war.

Jeder, der ein modernes Lehrbuch der Genetik zur Hand nimmt, ist von dem Reichtum an Fakten und Interpretationen überwältigt. Für einen Nichtfachmann enthält sogar der elementarste Text nicht nur „alles, was man über Vererbung wissen will“, sondern tatsächlich weit mehr, als man wissen will. Verschärft wird die Situation durch die Tatsache, daß sich die moderne Genetik mehr oder weniger in drei oder vier weitgehend unabhängige Gebiete aufgespalten hat: Transmissions- oder klassische Genetik, Evolutions- oder Populationsgenetik, Molekulargenetik sowie physiologische oder Entwicklungsgenetik.

Der Ideengeschichtler, der mit ein paar Sätzen die wichtigsten Konzepte zusammenfassen möchte, die aus der Fülle der von 1865 bis 1980 durchgeführten und veröffentlichten Forschungen herausragen, sieht sich dadurch vor eine schreckliche Schwierigkeit gestellt. Mein eigener Versuch einer solchen Zusammenfassung ist zugegebenermaßen provisorisch:

1. Der spektakulärste und – bis zu den vierziger Jahren des 20. Jahrhunderts – völlig unerwartete Befund ist, daß das genetische Material, von dem man heute weiß, daß es aus DNA besteht, selbst nicht am Bau des Körpers eines neuen Individuums beteiligt ist, sondern lediglich als Plan, als Satz von Instruktionen dient, den man als das „genetische Programm“ bezeichnet.
2. Der Code, mit dessen Hilfe das Programm in die individuellen Organismen übersetzt wird, ist in der ganzen lebenden Welt, vom niedrigsten Mikroorganismus bis hin zu den höchsten Pflanzen und Tieren, identisch.
3. Das genetische Programm (Genom) ist in allen sich geschlechtlich fortpflanzenden, diploiden Organismen doppelt vorhanden; es besteht aus einem Satz von Instruktionen, die vom Vater stammen, und aus einem anderen von mütterlicher Seite. Die beiden Programme sind normalerweise strikt homolog und agieren gemeinsam als eine Einheit.
4. Das Programm besteht aus DNA-Molekülen, die in den Eukaryonten mit gewissen Proteinen assoziiert sind (etwa Histonen), deren Funktion im Einzelnen noch ungewiß ist, die aber allem Anschein nach bei der Regulierung der Aktivität auf verschiedenen Loci in verschiedenen Zellen mithelfen.

5. Die Bahn von der DNA des Genoms zum Protein des Zytoplasmas (Transkription und Translation) ist eine absolute Einbahnstraße. Die Körperproteine können keine Veränderungen in der DNA auslösen. Eine Vererbung erworbener Eigenschaften ist daher eine Unmöglichkeit.
6. Das genetische Material (DNA) ist von einer Generation zur nächsten völlig konstant („hard“), mit Ausnahme von sehr seltenen (etwa einmal in 100 000) „Mutationen“, d. h. von Replikationsfehlern.
7. In Arten mit geschlechtlicher Fortpflanzung ist jedes Individuum genetisch einzigartig, da an Zehntausenden von Loci in einer Population oder Art mehrere verschiedene Allele vertreten sein können.
8. Dieser enorme Vorrat an genetischer Variation stellt der natürlichen Auslese ein fast unbegrenztes Material zur Verfügung.

20 Epilog: Auf dem Weg zu einer Wissenschaft der Wissenschaft

Immer häufiger hört man von einer „Wissenschaft der Wissenschaft“. Was ist damit gemeint? Gemeint ist eine in der Entwicklung begriffene Disziplin, die die Soziologie der Wissenschaft, die Wissenschaftsgeschichte, die Wissenschaftsphilosophie und die Psychologie der Wissenschaft in sich vereinigen würde – mit allen Verallgemeinerungen, die sich in bezug auf die Arbeit der Wissenschaftler und die Entwicklung und Methodologie der Wissenschaft machen lassen. Sie würde darüber hinaus Verallgemeinerungen über das geistige Wachstum und den Arbeitsstil der führenden Persönlichkeiten in der Wissenschaft einschließen, und dazu auch des großen Heers der sonstigen Wissenschaftler, die zum allgemeinen Fortschritt unseres Wissens und Verständnisses beitragen.

Die Wissenschaftsphilosophen und -soziologen haben zahlreiche Fragen gestellt und bis zu einem gewissen Grad auch beantwortet. Etwa: welche Verallgemeinerungen lassen sich über die Entstehung neuer Forschungstraditionen, ihre Blüte, ihren Niedergang und ihre Substitution machen? Gibt es tatsächlich wissenschaftliche Revolutionen, und wenn ja, verlaufen sie so, wie Thomas Kuhn dies beschrieben hat? Welche Faktoren im Umfeld der Wissenschaft und der Wissenschaftler sind für das Auftreten revolutionärer oder zumindest erneuernder Perioden am wichtigsten? Wie groß ist der relative Anteil des wissenschaftlichen Fortschritts, der durch neue Technologien, neue Beobachtungen oder neue Arten von Experimenten möglich gemacht worden ist, im Vergleich zu den Fortschritten, die durch die Einführung neuer Vorstellungen (Ideen) bedingt waren? Und weiter: ist es legitim, eine solche Unterscheidung zu machen, oder dienen die Durchführung neuer Versuche und das Sammeln neuer Beobachtungen lediglich dem Testen neuer Hypothesen und Theorien?

Keine bisher vorgeschlagene Wissenschaftstheorie hat sich universell durchsetzen können. Der logische Positivismus besitzt eine gut entwickelte Wissenschaftstheorie, die sich sowohl mit Entdeckungen als auch mit Erklärungen befaßt. Da aber die breite Kritik der letzten Jahrzehnte deutlich erkennen läßt, daß diese Theorie dringend einer Revision bedarf, falls sie überhaupt gültig ist, werde ich nicht versuchen, sie hier darzustellen. Zahlreiche Bemühungen sind gemacht worden, um einen Ersatz für sie zu schaffen (von seiten Poppers, Feyerabends, Lakatos', Laudans, Toulmins und anderen), aber es scheint, als seien wir immer noch weit von einer Synthese entfernt.

Die Beobachtungen und Verallgemeinerungen der Wissenschaftssoziologen (etwa Mertons) scheinen, im großen und ganzen, weniger angreifbar zu sein; tatsächlich beschreiben sie bis zu einem gewissen Grade die Situation recht gut. Aber ihre Arbeit befaßt sich eher mit spezifischen Problemen, etwa der Frage mehrerer unabhängig erfolgender gleichzeitiger Entdeckungen oder der Rolle der Priorität im Belohnungssystem der Wissenschaftler. Gegenwärtig könnte oder würde kein Soziologe behaupten, wir ver-

fügten über eine gut abgerundete Soziologie der Wissenschaft. Was wir bisher haben, sind „Beiträge zu einer Soziologie der Wissenschaft“.

Alle in der Vergangenheit veröffentlichten Schriften über die Wissenschaft der Wissenschaft waren sehr einseitig auf die exakten Wissenschaften ausgerichtet. Die folgenden Feststellungen und Bemerkungen mögen dazu dienen, die Biologie etwas entschiedener in dieses Gebiet einzuführen. Leider konnte ich keine wohlgerundete Wissenschaft der Biologie zusammenstellen, mein Beitrag ist eher etwas, das Schopenhauer *parerga kai paralipomena* genannt haben würde. Ich habe die Hoffnung, daß er andere dazu anregen wird, es besser zu machen.

Die Wissenschaftler und das wissenschaftliche Klima

Das Wachstum der Wissenschaft ist das Wachstum der Ideen der Wissenschaftler. Jede neue oder veränderte Idee wurde im Gehirn eines einzelnen Wissenschaftlers geboren. Die Historiker sind sich dessen vollkommen bewußt, und es spiegelt sich sogar in der wissenschaftlichen Ausdrucksweise wider, wenn wir von den Mendelschen Gesetzen, dem Darwinismus oder Einsteins Relativitätstheorie sprechen. Der Einfachheit halber werden die Gedanken der großen geistigen Führer und philosophischen Erneuerer in den Werken der Wissenschaftsgeschichte häufig so dargestellt, als seien sie eine monolithische Einheit und unveränderlich. Man wird auf Lamarck 1809 oder Darwin 1859 verwiesen, als ob jeweils das am besten bekannte Werk dieser Autoren ihre Denkweise und Vorstellungswelt in vollem Umfange beschrieb. In Wirklichkeit wurden jedoch zum Beispiel bis in die sechziger Jahre unseres Jahrhunderts in fast allen besser bekannten Darstellungen der Entwicklung von Darwins Ideen alle Zweifel, alles Zögern, alle Unvereinbarkeiten, Widersprüche und häufigen Meinungsumschwünge stillschweigend ignoriert und die Entwicklung seiner Ideen als eine logische Kette von Hypothesen und Schlüssen dargestellt. Wie irreführend dies war, wurde deutlich, als die Historiker Darwins Werke und Korrespondenz kritisch zu studieren begannen, und vor allem, als sie Darwins Notizbücher und unveröffentlichte Manuskripte analysierten (1975; 1980). Limoges (1970), Gruber (1974), Kohn (1975; 1980), Herbert (1977), Schweber (1977) und Ospovat (1979) zeigen, wie falsch die traditionelle Darstellung der Entstehung von Darwins Theorien war. Seine Vorstellungen, über die Artbildung etwa, machten in den fünfziger Jahren des 19. Jahrhunderts einen dramatischen Wandel durch (Sulloway, 1979), und in den siebziger Jahren schrieb er der indirekten Vererbung mehr Wirkung zu als zwanzig Jahre zuvor.

Die Gedankenwelt vieler der größten Wissenschaftler ist durch einen langen Reifungsprozeß und recht häufig durch vollständige Umkehrungen ihrer Ansichten gekennzeichnet. Linnaeus zum Beispiel, der zuerst nachdrücklich die Konstanz und Permanenz der Arten proklamiert hatte, entwickelte in seinem späteren Leben eine Theorie der Artentstehung durch Hybridisierung. Bis zum Alter von 55 Jahren glaubte Lamarck an die Konstanz der Arten, dann übernahm er das Evolutionsdenken und kam während der nächsten fünfzehn bis zwanzig Jahre von einer geradlinigen Evolution immer mehr einem baumähnlichen Konzept der Evolution näher. Rensch, Sumner und Mayr waren in ihren jungen Jahren Neo-Lamarckisten, übernahmen aber später die Selektionstheorie. In der Tat haben einige der größten Wissenschaftler ihre Ideen sehr häufig und tiefgreifend geändert. Man kann den Einfluß eines Denkers während seiner ganzen Lebens-

zeit niemals verstehen, wenn man nicht die Wandlungen versteht, die seine Gedanken durchgemacht haben. Dasselbe trifft auf viele Philosophen zu. Die Kants der *Kosmogonie* (1755), der *Kritik der reinen Vernunft* (1781) und der *Kritik der Urteilskraft* (1790) waren drei recht verschiedene Denker. Wahrscheinlich hat nur eine sehr kleine Minderheit von Wissenschaftlern ihre wichtigsten Ideen vom Anfang ihrer Laufbahn bis zum Ende niemals geändert. Soweit ich weiß, hat bisher niemand eine spezifische Untersuchung der drastischen Veränderungen in den Vorstellungen großer Wissenschaftler vorgenommen, von denen einige wahre Bekehrungen waren. Es gibt auf diesem Gebiet viele unbeantwortete Fragen. Gibt es Alter im Leben eines Menschen, in denen solche Veränderungen mit größerer Häufigkeit stattfinden? Wodurch sind diese Veränderungen bedingt? Ist es wahr, daß einige Wissenschaftler in den späteren Jahren ihres Lebens sozusagen wieder „rückfällig“ werden?

Alle Auslegungen, die ein Forscher vornimmt, sind Hypothesen, und alle Hypothesen sind vorläufig. Sie müssen unablässig getestet und, falls sie sich als unzufriedenstellend erweisen, revidiert werden. Eine Meinungsänderung bei einem Wissenschaftler und insbesondere bei einem großen Wissenschaftler ist also nicht nur kein Zeichen der Schwäche, sondern vielmehr ein Zeichen dafür, daß er sich fortwährend mit einem speziellen Problem befaßt und die Fähigkeit besitzt, seine Hypothese immer wieder von neuem zu testen.

Die Unterschiede in der Persönlichkeit der Autoren sind groß, und der Stil ihrer Forschung wird davon geprägt. Ostwald (1909) teilte die Wissenschaftler in Romantiker und Klassiker ein. Der Romantiker sprudelt über von Ideen, die rasch behandelt werden müssen, um Platz für die nächsten zu schaffen. Einige dieser Ideen sind in großartiger Weise erneuernd, andere sind falsch oder töricht. Der Romantiker zögert gewöhnlich nicht, seine weniger erfolgreichen Ideen wieder aufzugeben. Der Klassiker dagegen konzentriert sich auf die Perfektion von etwas, das bereits existiert. Er neigt dazu, einen Gegenstand erschöpfend durchzuarbeiten. Er neigt auch dazu, den Status quo zu verteidigen. Sulloway (1983) hat gezeigt, daß statistisch ein drastischer Unterschied im Stil von Erstgeborenen und Spätergeborenen besteht. Erstgeborene neigen dazu, konservativ zu sein, entsprechen oft recht gut Ostwalds Kategorie der Klassiker. Bei wissenschaftlichen Revolutionen neigen sie dazu, das bestehende Paradigma zu verteidigen. Spätgeborene dagegen neigen dazu, Revolutionäre zu sein, die unorthodoxe Theorien vorschlagen.

Kaum jemand hat besser beschrieben als Darwin, wie der Geist eines erfolgreichen Wissenschaftlers funktioniert. Wiederholt stellte er fest, er könne keine Beobachtung machen, ohne darüber zu „spekulieren“, wie er es nannte. Alles, was er sah, ließ in seinem Kopf Fragen laut werden. Ein weiteres charakteristisches Merkmal eines erfolgreichen Wissenschaftlers ist Flexibilität, die Bereitschaft, eine Theorie oder Annahme aufzugeben, wenn das Beweismaterial darauf hindeutet, daß sie ungültig ist. Viele Architekten der Synthese der Evolutionslehre in den dreißiger Jahren dieses Jahrhunderts ließen vorher vertretene Ansichten fallen, als sie sich als falsch erwiesen. Eine dritte Verallgemeinerung, die für fast alle großen Wissenschaftler gilt, ist, daß sie ein recht breites Spektrum von Interessen haben. Sie sind imstande, sich bei der Erarbeitung von Theorien in ihrem eigenen Feld einiger Begriffe, Fakten und Ideen aus benachbarten Gebieten zu bedienen; sie gehen hervorragend mit Analogien um und widmen sich bevorzugt vergleichenden Studien.

Forschungsstrategien

Medawar (1967) betonte, wie wichtig es für einen Wissenschaftler ist, ein durchführbares Forschungsprogramm zu haben. Zum Beispiel gelang es keinem Genetiker von Nägeli und Weismann bis hin zu Bateson, eine erfolgreiche Vererbungstheorie zu entwickeln, da sie Vererbung (Weitergabe des Erbmaterials von einer Generation zur nächsten) und Entwicklung gleichzeitig zu erklären versuchten. Dieser Wunsch war nicht überraschend, da fast alle von ihnen von der Embryologie aus zu den genetischen Fragen gekommen waren. Morgans Genie bestand darin, daß er alle entwicklungsphysiologischen Fragen beiseiteschob (obgleich er selbst ebenfalls von der Embryologie her gekommen war) und sich ausschließlich auf die Fragen der Weitergabe konzentrierte. Seine bahnbrechenden Entdeckungen von 1910 bis 1915 waren ganz und gar dieser weisen Beschränkung zu verdanken. Die von seinen Befunden (und denen seiner Mitarbeiter) aufgeworfenen embryologischen Fragen ließ er einfach unbeachtet. Da war ein Glück, denn einige dieser Fragen – etwa die, warum Gene in der cis-Position eine andere Wirkung haben können als in der trans-Position (Positionseffekt) – sind sogar heute, mehr als ein halbes Jahrhundert nach ihrer Entdeckung, noch nicht völlig gelöst.

Es gibt viele mögliche Gründe, warum ein Problem noch nicht „lösungsreif“ sein kann. Vielleicht sind die technischen Werkzeuge für seine Analyse noch nicht geschmiedet oder bestimmte Begriffe noch nicht entwickelt worden, insbesondere, wenn dazu die Hilfe benachbarter Bereiche nötig ist. In solchen Fällen muß man die noch unlösbaren Probleme als „schwarze Kästen“ behandeln, die aufgemacht werden, wenn ihre Zeit gekommen ist, wie Darwin dies mit der Frage des Ursprungs unbegrenzter Variation in der Natur tat.

An dem Beispiel von Weismann habe ich bereits eine zweite unzulängliche Forschungsstrategie erwähnt, nämlich das Versäumnis, ein Problem in seine Komponenten zu zerlegen. So war kein Fortschritt beim Studium der Vererbung möglich, solange man nicht die Probleme der Transmission und Entwicklung in geeigneter Weise voneinander getrennt hatte. Diese Notwendigkeit, ein komplexes Problem in seine Komponenten zu zerlegen, gilt sowohl für die Wissenschaft als auch für die Philosophie; die Nichtaufteilung des Konzepts der Teleologie in seine vier Bestandteile (siehe Kapitel 2) und das Nichtunterscheiden zwischen Artkategorie und Arttaxon (Kapitel 4) sind nur zwei Beispiele.

Eine weitere Forschungsstrategie, die sich langfristig sogar noch schädlicher für den Fortschritt der Wissenschaft ausgewirkt hat, ist die immer wiederholte Bestätigung von Befunden, die keiner Bestätigung mehr bedürfen. Die großen vergleichenden Anatomen des 19. Jahrhunderts, Haeckel, Gegenbaur und Huxley, zogen die vergleichende Anatomie mit glänzendem Erfolg dazu heran, Darwins Theorie der gemeinsamen Abstammung zu bestätigen. Doch noch lange, nachdem bereits jeder Widerstand gegen die Theorie der gemeinsamen Abstammung ausgeräumt war, sahen vergleichende Anatomen ihre ausschließliche Aufgabe immer noch in der Suche nach Homologien und gemeinsamen Vorfahren (Coleman, 1980). Nur die russische Schule Severtsovs stand etwas außerhalb dieser Tradition, und das gleiche gilt für Böker, der andere Fragen stellte, die leider unter seiner Lamarckschen Philosophie litten. Fast hundert Jahre mußten nach Darwin vergehen, bis neue Fragestellungen der vergleichenden Anatomie neues Leben einhauchten (durch die Arbeiten von D. D. Davis, W. Bock und anderen). Wenn man die Veröffentlichungen der Morgan-Schule nach 1920 liest, hat man ebenfalls das Empfinden, daß man ihr den Vorwurf dieser Unzulänglichkeit nicht ersparen kann, lag

doch (durch Batesons Opposition bedingt) das Hauptgewicht ihrer Forschungstätigkeit weiterhin darauf, die Richtigkeit der Chromosomentheorie der Vererbung zu beweisen, obgleich diese Theorie zu dem Zeitpunkt bereits über jeden vernünftigen Zweifel hinaus begründet war. Die bedeutsamen Fortschritte in der Genetik während der dreißiger und vierziger Jahre kamen daher von den Vertretern anderer genetischer Schulen.

Eine andere unzulängliche Forschungsstrategie ist es, sich auf das bloße Anhäufen von Fakten und Beschreibungen zu beschränken und diese nicht dazu zu benutzen, um zu neuen Verallgemeinerungen oder Konzepten zu gelangen. Nicht ohne Grund haben diejenigen, die über die Taxonomie lästerten, jene Taxonomen lächerlich gemacht, die kein anderes Forschungsziel zu haben schienen, als ständig neue Arten zu beschreiben, als ob diese Aktivität das A und O der taxonomischen Wissenschaft sei. So notwendig die Bestandsaufnahme der Vielfalt der organischen Welt zweifelsohne auch ist, so strebt doch jeder wißbegierige Systematiker danach, über dieses Linnaeische Stadium hinauszugelangen. Dieselbe Kritik gilt für gewisse Praktiker in fast jedem Zweig der Biologie. Das Auszählen von „Quadraten“ in den Anfängen der Ökologie ist ein weiteres Beispiel für diese rein deskriptiven Unternehmungen.

In der Forschung, wie bei so vielen anderen Aspekten der menschlichen Tätigkeit, gibt es ein Gesetz der abnehmenden Erträge, und es gehört zu den Qualitäten eines fähigen Wissenschaftlers, daß er erkennt, wann dieser Punkt erreicht ist. Sonderbarerweise gab es Forscher, die wiederholte Male ganz dicht vor einer wichtigen Entdeckung standen, aber unbegreiflicherweise ihren Forschungsgegenstand fallenließen, um sich einem neuen Problem zuzuwenden. Der Grund scheint allgemein gewesen zu sein, daß es ihnen nicht gelungen war, die geeigneten sinnvollen Fragen zu stellen, und daß sie daher gemeint hatten, das Forschungsfeld, mit dem sie sich befaßt hatten, sei erschöpft. Dies ist ein weiterer Beweis dafür, wie wichtig es ist, sinnvolle Fragen zu stellen.

Die Macht der Ideologien

Es ist häufig beobachtet worden, daß verschiedene Wissenschaftler völlig unterschiedliche, gelegentlich sogar diametral entgegengesetzte Folgerungen aus denselben Tatsachen ziehen. Wie ist das möglich? Offenbar ist eine solche Divergenz in der Interpretation die Folge eines drastischen Unterschieds in der Ideologie (Weltanschauung) der entsprechenden Wissenschaftler. Zum Beispiel konnten sich zwei Wissenschaftler in der Mitte des 19. Jahrhunderts darin einig sein, wie bewundernswert Insekten für den Besuch von Blüten, und die Blüten umgekehrt für die Bestäubung durch Insekten angepaßt sind. Aber ein prä-darwinscher Naturtheologe würde diese Fakten als schlagende Beweise für die Weisheit des Schöpfers angesehen haben, wohingegen dieselben Fakten für einen Darwinisten eine großartige Bestätigung der Macht der natürlichen Auslese bedeuten. Ob ein Autor Essentialist ist oder das Populationsdenken verfißt, ob er an Reduktionismus oder Emergentismus glaubt, und ob er die Unterschiede zwischen unmittelbaren und mittelbaren Ursachen deutlich versteht oder nicht – alle diese grundlegenden ideologischen Unterschiede bestimmen, welche biologischen Theorien für ihn akzeptabel sind. Aus diesem Grund ist der Wandel und die Substituierung individueller wissenschaftlicher Theorien in der Geschichte der Wissenschaft weit weniger wichtig als das Wachsen und Vergehen der wichtigsten Ideologien, die das Denken von Wissenschaftlern beeinflussen können.

Die Analyse der dem Denken eines Wissenschaftlers zugrundeliegenden Philosophien und Ideologien ist sehr schwierig, da diese selten überhaupt artikuliert werden. Sie bestehen weitgehend aus stillschweigenden Annahmen, die so sehr als selbstverständlich angesehen werden, daß sie niemals erörtert werden. Wenn der Geschichtsschreiber der Biologie solche stillschweigenden Annahmen aufzudecken versucht, so stößt er auf Schwierigkeiten, wie er sie sonst selten vorfindet, und jeder, der solche „ewigen Wahrheiten“ in Frage zu stellen sucht, sieht sich einem gewaltigen Widerstand gegenüber. Zu den stillschweigenden Annahmen, die Hunderte von Jahren lang den Fortschritt der Biologie beeinflußt haben, gehören der Glaube an die Vererbung erworbener Eigenschaften, der Glaube an einen zwangsläufigen Fortschritt und an eine *scala naturae*, der Glaube an einen fundamentalen Unterschied zwischen den Lebewesen und der unbelebten Welt sowie der Glaube an eine essentialistische Struktur der Welt der Erscheinungen. Bei allen großen Kontroversen in der Geschichte der Biologie waren grundlegende ideologische Polaritäten beteiligt, zu erkennen an Alternativen wie Quantität-Qualität, Reduktion-Emergenz, Essentialismus-Populationsdenken, Monismus-Dualismus, Diskontinuität-Kontinuität, Mechanismus-Vitalismus, Mechanismus-Teleologie, statisch sich entwickelnd, sowie anderen, die in Kapitel 2 erörtert wurden. Lyells Widerstand gegenüber dem Evolutionismus wurzelte nicht nur in seiner Naturtheologie, sondern auch in seinem Essentialismus, der einfach keinen Raum ließ für eine Variation der Arten „über die Grenzen ihres Typs hinaus“. Coleman (1970) hat gezeigt, in welchem Maße Batesons Widerstand gegen die Chromosomentheorie der Vererbung durch ideologische Gründe bedingt war. Man kann ruhig behaupten, daß die Ablehnung einer neuen Theorie durch einen Wissenschaftler fast ausnahmslos eher ideologische Gründe hat und nicht so sehr durch logische Argumente oder Einwände gegen das die Theorie stützende Beweismaterial begründet ist. Eine hervorragende Erörterung der Ursachen der Opposition gegen neue Ideen gibt Barber (1961).

Miteinander unvereinbare Komponenten

Wenn man das Denken eines innovierenden Wissenschaftlers gründlich studiert, so findet man fast ohne Ausnahme, daß es Komponenten enthält, die nicht miteinander vereinbar sind. Am wenigsten überraschend ist dies vielleicht im Falle von Lamarck, der fünfundfünfzig Jahre alt war, als er seine Vorstellungen drastisch änderte und vom Glauben an eine konstante Welt zum Glauben an eine evoluiierende Welt umschwenkte. Er pflanzte seine neueren Ideen auf das herkömmliche Denken des 18. Jahrhunderts auf, und daraus ergab sich eine ganze Reihe schreiender Widersprüche.

Analysiert man die Vorstellungswelt eines Autors aus vergangenen Zeiten, so muß man sorgfältig darauf achten, daß man innere Widersprüche nicht auf der Basis eines modernen Rückblicks beurteilt. Wahrscheinlich hat es kein Wissenschaftler jemals vermeiden können, daß in seinem Begriffssystem innere Widersprüche enthalten sind. Lyell predigte Uniformitarianismus, wie nah jedoch seine Erklärung des Ursprungs neuer Arten einer nicht-uniformitarianischen Theorie kam, fiel sogar einigen seiner Zeitgenossen als unvereinbar auf. Darwin wandte zur Erklärung der Anpassung durch natürliche Auslese das Populationsdenken an, aber in einigen seiner Erörterungen der Artbildung bediente er sich einer nahezu typologischen Ausdrucksweise. Kein Darwinist betonte die natürliche Auslese energischer als A. R. Wallace, und doch brachte er es

nicht fertig, sie auf den Menschen anzuwenden. Darwin und viele andere Genetiker vor 1900 unterstrichen die Unversehrtheit der genetischen Partikel (wie sie durch Reversion und andere Phänomene demonstriert wurde), aber sie alle gestanden eine gewisse Menge an Verschmelzung gleichwertiger Partikel zu (die man später Mischvererbung nannte). Meiner Meinung nach haben die Wissenschaftshistoriker solchen Widersprüchen und begrifflichen Unvereinbarkeiten nicht annähernd genug Aufmerksamkeit geschenkt. Allzu häufig wird das Denkgebäude eines Wissenschaftlers als ein wohlgerundetes, harmonisches System dargestellt, während es doch in Wirklichkeit gewöhnlich aus einzelnen Stücken und Stückchen bestand, die ständig, aber stückweise, revidiert wurden, so daß manche Komponenten nicht mehr länger harmonisch mit anderen übereinstimmten. Es wäre eine faszinierende Aufgabe, die Vorstellungswelt der führenden Persönlichkeiten der biologischen Forschung nach solchen Widersprüchen zu untersuchen.

Verfrüht oder unmodern?

Große wissenschaftliche Entdeckungen werden häufig von den Zeitgenossen weitgehend oder völlig vernachlässigt. In der Literatur werden viele Beispiele dafür zitiert. Das bekannteste Beispiel dürften die Mendelschen Gesetze sein, die, 1866 veröffentlicht, bis 1900 unbeachtet blieben. Averys Demonstration, daß das Transformationsprinzip des Pneumokokkus die Nukleinsäure ist, wird häufig als ein weiteres Beispiel angeführt. Diese spektakuläre Entdeckung wurde 1944 veröffentlicht, aber bis 1953 schenkte man ihr auch nicht annähernd so viel Beachtung, wie sie es verdient hätte. Meine eigene Entdeckung der Bedeutung von peripher isolierten Populationen für Speziation und Makroevolution wurde 1954 publiziert und bis in die siebziger Jahre kaum erwähnt. Heute aber erfreut sie sich solcher Beliebtheit, daß sie in einem neueren Lehrbuch der Makroevolution (Stanley, 1979) häufiger erwähnt wird als die Arbeit irgendeines Paläontologen.

Man hat gesagt, der Grund solcher Vernachlässigungen liege darin, daß die Entdeckungen „verfrüht“ seien. Stent (1972) definierte: „Eine Entdeckung ist verfrüht, wenn ihre Konsequenzen nicht durch eine Reihe einfacher logischer Schritte mit dem anerkannten oder allgemein akzeptierten Wissen verbunden werden können.“ In Wirklichkeit dürfte es fragwürdig erscheinen, eine Entdeckung als verfrüht zu bezeichnen, wenn sie tatsächlich gemacht worden ist, vor allem dann, wenn der Entdecker bewußt nach einer solchen Lösung gesucht hatte, wie dies bei Mendel der Fall war. Meine eigene Analyse der Situation ist (ohne daß ich dabei in Einzelheiten gehen will) daß eine Entdeckung wahrscheinlich dann nicht zur Kenntnis genommen wird, wenn sie auf einem Gebiet gemacht wird, das gerade nicht in Mode ist, d. h. wenn sie außerhalb der überwiegenden Forschungsinteressen der Epoche liegt. Im Falle Mendels war die Mehrheit der Hybridenzüchter an der „Artsubstanz“ interessiert, und eine Analyse individueller Merkmale lag jenseits der Grenzen ihrer Fragestellung. Die Embryologen, d. h. die Forschungsrichtung, die während jener Zeit in der Genetik am meisten spekulierte, waren nur (oder zumindest in erster Linie) an den Entwicklungsaspekten der Vererbung interessiert. Aufspaltung und Zahlenverhältnisse waren für sie uninteressant.

Im Falle von Averys Entdeckung, um auf das zweite in der Literatur genannte Beispiel zu kommen, möchte ich aufgrund meiner eigenen Erfahrung als Augenzeuge ver-

muten, daß ihre Bedeutung oder wenigstens ihre Konsequenzen von vielen Genetikern sehr wohl in vollem Ausmaß erkannt wurden und daß Watson durch sie von der Bedeutung des Problems überzeugt wurde. Doch die Analyse der DNA-Struktur (und damit ihre Eignung als Information empfangendes und vermittelndes Molekül) lag außerhalb des Kompetenzbereichs dieser Biologen. Die Frage mußte von den Chemikern aufgegriffen werden, und dies geschah in der Tat durch Chargaff und andere. In diesem Beispiel lag mit Sicherheit kein verfrühtes Auftreten vor, außer vielleicht in dem Sinne, daß sich die meisten Chemiker und Biophysiker, die an der DNA arbeiteten, nicht annähernd so deutlich der Bedeutung dieses Moleküls bewußt waren wie die Biologen. Und schließlich, um ein drittes Beispiel herauszugreifen, wurde die Bedeutung der peripher isolierten Populationen aus dem einfachen Grunde von fast allen Genetikern übersehen, weil sie nicht in deren Arbeitsbereich fiel. Es mußte erst eine ideale Situation eintreten, etwa die häufige Gründung peripher isolierter *Drosophila*-Populationen auf den Hawaii-Inseln, bevor ein Genetiker (Carson) dieses Problem aufgriff. Von den Paläontologen andererseits waren die peripher isolierten Arten nicht beachtet worden, weil sie sich vor 1972 praktisch auf „vertikales“ Denken beschränkten. Es ist kein Zufall, daß einer der zwei Paläontologen (S. J. Gould), die das Konzept der peripher isolierten Populationen auf die Paläontologie anwandten, in den Jahren zuvor mit mir zusammen einen fortgeschrittenen Kurs in Evolutionsbiologie gehalten hatte.

Ich schließe daraus, daß Vorzeitigkeit vielleicht nicht das beste Wort für dieses Phänomen ist. Es ist lediglich so, daß nur ein begrenzter Kontakt unter den Wissenschaftlern der verschiedenen Forschungsbereiche besteht und daß die meisten von ihnen Entdeckungen, die in benachbarten Gebieten gemacht werden, gewöhnlich nicht mit den Problemen ihres eigenen Forschungsfeldes in Verbindung bringen. Die meisten Wissenschaftler haben ein wirkliches Interesse nur an Forschungen, die mit ihrer eigenen Arbeit zu tun haben und ihren Forschungstechniken und -werkzeugen zugänglich sind.

Die Form der Veröffentlichung

Es ist oft gesagt worden, Mendels Arbeit wäre nicht vierunddreißig Jahre lang ignoriert worden, wenn sie statt in den Verhandlungen einer lokalen naturgeschichtlichen Gesellschaft in einer der bekannteren oder angeseheneren botanischen Zeitschriften veröffentlicht worden wäre. In der Tat ist es richtig, daß der spezifische „Weg“, auf dem eine wissenschaftliche Entdeckung oder neue Verallgemeinerung an die Öffentlichkeit gelangt, von erheblicher Bedeutung ist und daß diese Frage weit mehr Beachtung verdient, als sie in der Vergangenheit erhalten hat. Castle und Weinberg veröffentlichten ihre Befunde, die heute den Namen Hardy-Weinberg-Gesetz tragen, an relativ unbekannten Stellen, und so wurde ihre Priorität lange übersehen, wohingegen Hardy seine Ergebnisse in *Science* publizierte, wo jedermann sie sofort entdeckte.

Bis zur Mitte des 19. Jahrhunderts waren die Zeitschriften (deren Verteilung überwiegend im Austausch erfolgte) von Akademien und wissenschaftlichen und naturgeschichtlichen Gesellschaften fast die einzigen Publikationsmöglichkeiten für einen Biologen. Mit Ausnahme der Zeitschriften der Pariser Akademie, der Linnean Society und der Zoological Society (letztere zwei in London), wurden die meisten von Gesellschaften herausgegebenen Zeitschriften international wenig gelesen. Die Lage verbesserte sich, als immer mehr Fachzeitschriften gegründet wurden, wobei viele Fachgebiete einen fast meteorhaften Aufstieg erlebten, sobald ein solches Organ verfügbar wurde.

Die Veröffentlichung von Büchern, so zeigt die Erfahrung, ist, oder war wenigstens während der vergangenen Generationen von großer Bedeutung für das Ansehen eines Wissenschaftlers. In den ersten Auflagen von *American Men of Science* waren die angesehensten Wissenschaftler mit einem Sternchen gekennzeichnet, und man erhielt ein solches Sternchen – wie allgemein bekannt war – sobald man ein Buch veröffentlicht hatte. Aber die Veröffentlichung von Büchern hat auch ihre Nachteile. Meist wird angenommen, Bücher faßten den letzten Stand der Forschung auf einem bestimmten Gebiet oder über gewisse Probleme zusammen. Wenn ein Autor schöpferische Gedanken in einem Buch entwickelt, das gleichzeitig in anderen Teilen eine Zusammenfassung der Literatur darstellt, so ist es sehr wahrscheinlich, daß die neuen Ideen übersehen werden. Man muß jungen Autoren daher raten, neuartige Ideen getrennt in Zeitschriftenartikeln zu publizieren, wo die Gefahr, daß sie unbemerkt bleiben, weitaus geringer ist.

Noch eine andere Verallgemeinerung läßt sich machen. Es ist unklug, wenn ein Autor höchst heterogenes Material in einer einzigen Publikation miteinander verbindet. Der Titel einer solchen Veröffentlichung bezieht sich in den meisten Fällen nur auf einen Schwerpunkt, und die anderen werden wahrscheinlich nicht zur Kenntnis genommen. Dies trifft in charakteristischer Weise für die Taxonomie zu. Wenn jemand interessante und neue Ideen über Artbegriff, Artbildung oder die Theorie der Biogeographie in einer taxonomischen Monographie mit dem Titel *Eine Revision der Käfer- (oder Fisch-) familie XX* publiziert, dann sollte er sich nicht wundern, wenn niemand seinen Ideen auch nur die geringste Beachtung schenkt. Heutzutage, wo für nahezu jede Unterabteilung oder Disziplin der Biologie eigene Fachzeitschriften zur Verfügung stehen, ist es für einen Autor weitaus sinnvoller, seine Beiträge an die am ehesten geeigneten Fachblätter zu richten, wo sie von seinen Kollegen gelesen werden.

Die Reifung von Theorien und Begriffen

Das Gerüst der Wissenschaft ist das System von Verallgemeinerungen, Theorien und Konzepten, die den Erklärungsrahmen der beobachteten Phänomene darstellen. Wichtigstes Ziel der Wissenschaftsphilosophie ist es, zu bestimmen, auf welche Weise Theorien gebildet und getestet werden; wie man zwischen Hypothesen, Gesetzen und Theorien unterscheidet; welche Unterschiede zwischen der Logik der Entdeckung und der Logik der Erklärung bestehen und wie alle verwandten Probleme zu behandeln sind. Ich werde nicht den Versuch machen, hier auf diese Fragen einzugehen, sondern stattdessen einige spezielle Faktoren erörtern, die – zum Vorteil oder zum Nachteil – eine Rolle bei der Entwicklung wissenschaftlicher Theorien und Konzepte gespielt haben.

Konstruktive Beiträge zur Reifung von Theorien und Begriffen

Wenn eine neue Idee zum ersten Mal auftritt, ist sie selten vollständig entwickelt. Darwin fügte seinem Begriff der natürlichen Auslese, nachdem er ihm im September 1838 eingefallen war, noch vieles hinzu. In der Tat ist man verwundert, wenn man die erste Formulierung einer Idee durch ihren Autor liest, wie vage sie gewöhnlich ist. Sie kann darüber hinaus mit nicht dazugehörenden oder sogar widersprüchlichen Elementen vermischt sein.

Konzepte und Theorien sind gewöhnlich Bestandteil der gesamten Forschungstraditionen eines spezifischen Wissenschaftszweiges, und es ist manchmal instruktiver, die Faktoren zu studieren, die zur Reifung einer ganzen solchen Disziplin beitragen (oder sie umgekehrt verhindern), als dies für ein spezielles Konzept zu tun. Lassen Sie mich im folgenden einige dieser Faktoren erörtern; die Reihenfolge der Nennung hat nicht unbedingt eine Bedeutung.

Die Ausschaltung ungültiger Theorien oder Konzepte

Nichts hat die Theorie der natürlichen Auslese mehr gestärkt als die Widerlegung, einer nach der anderen, aller konkurrierenden Theorien, wie Saltationismus, Orthogenese, Vererbung erworbener Merkmale etc. Als ein weiteres Beispiel läßt sich die Reifung des modernen Vererbungsbegriffs nennen. Ungefähr ein Dutzend vorher (d.h. von den Griechen bis 1900) geltender Konzepte mußten widerlegt werden, um Raum für die gegenwärtigen Vorstellungen der Transmissionsgenetik zu schaffen (siehe Kapitel 16).

Die Beseitigung von Unvereinbarkeiten und Widersprüchen

Mangelnde Folgerichtigkeit und innere Widersprüche sind während der frühen Stadien einer Theorie häufig nicht offensichtlich. Wenn ein Denker gleichzeitig scheinbar nicht miteinander zu vereinbarende Konzepte vertritt, so scheint es, als seien diese verschiedenen Vorstellungen in verschiedenen Abteilungen seines Gehirns angesiedelt, zwischen denen keine Kommunikationswege bestehen. Zum Beispiel waren die meisten Anhänger der indirekten Vererbung im 18. und 19. Jahrhundert Essentialisten und hätten eigentlich an unveränderliche Essenzen glauben müssen. Die frühen Mendelisten, um noch ein Beispiel zu geben, schrieben den evolutiven Wandel zufälligen Mutationen zu und übersahen die Tatsache, daß ein solcher zufälliger Prozeß niemals zu den bemerkenswerten Anpassungen in der Welt des Lebens führen konnte. Einige frühe Evolutionisten, beispielsweise Asa Gray, glaubten gottesfürchtig an einen persönlichen Gott und akzeptierten doch die natürliche Auslese und andere Aspekte des Darwinismus, die für einige ihrer Zeitgenossen mit dem Schöpfungsglauben unvereinbar waren. Schwere innere Konflikte entstehen in all jenen Fällen, in denen wissenschaftliche Fakten oder Theorien in Widerspruch mit der grundlegenden Philosophie oder Ideologie eines Wissenschaftlers geraten. Gewöhnlich ist es in solchen Fällen leichter, mit einem Widerspruch zu leben als entweder die Wissenschaft oder die übernommene Ideologie aufzugeben. Wo die Widersprüche jedoch lediglich konkurrierende Theorien betreffen, wird sich schließlich entweder die eine oder die andere als ungültig erweisen und dies führt zu einem klaren wissenschaftlichen Fortschritt.

Input aus anderen Gebieten

Viele wichtige Fortschritte bei der Reifung von Vorstellungen und Theorien waren durch einen Zustrom von Ideen oder Techniken aus anderen Gebieten bedingt. Solche Inputs können aus anderen Zweigen der Biologie kommen, wenn z. B. die Genetik Ge-

danken aus der angewandten Tier- und Pflanzenzüchtung, Zytologie, Systematik übernimmt, oder aus der Physik und verwandten Wissenschaften (insbesondere Chemie) bzw. der Mathematik. Häufig sind in einer Wissenschaft gut entwickelte Theorien oder Modelle vorhanden, die auf eine andere Wissenschaft übertragen ebenfalls anwendbar und höchst produktiv sein können.

Die Beseitigung semantischer Verwirrung

Technische Termini, klar definiert und gut verstanden, sind eine große Hilfe für das Vorschreiten des wissenschaftlichen Verständnisses. Umgekehrt bringt es beträchtliche Verwirrung mit sich, wenn ein Ausdruck unachtsam auf ein anderes Konzept übertragen wird (wie T. H. Morgan dies mit dem Ausdruck „Mutation“ tat) oder wenn derselbe Ausdruck für verschiedene Begriffe verwendet wird. Diese Verwirrung hält an, bis die Mehrdeutigkeit geklärt ist. Die Einführung neuer technischer Ausdrücke trägt häufig zur Entwirrung dieser Art von Durcheinander bei. Beispiele sind die Ausdrücke „Taxon“ (wofür vorher der Ausdruck „Kategorie“ mitbenutzt worden war), „Subspezies“ (wofür die Taxonomen vorher den Ausdruck „Varietät“ benutzt hatten, mit dem sie auch individuelle Varianten bezeichneten) oder „Isolationsmechanismen“ (wofür es vorher kein Wort gegeben hatte). Ähnliche Beispiele ließen sich aus jedem Zweig der Biologie nennen, wo die Einführung neuer Ausdrücke zur Klärung in einem zuvor verworrenen Bereich führte. Die Synthese des Evolutionsdenkens der dreißiger und vierziger Jahre wurde weitgehend durch die Einführung zahlreicher neuer Ausdrücke erleichtert, etwa „polytypisch“ durch Huxley und Mayr, „sympatrisch“ und „allopatrisch“ durch Mayr, „Genpool“ durch die russische Schule, „genetische Drift“ durch Sewall Wright sowie andere Ausdrücke wie „Gründerprinzip“ und „genetische Homöostase“. Richtig definiert und klar gegenüber anderen Phänomenen abgegrenzt, mit denen sie zuvor verwechselt worden waren, trugen solche Ausdrücke zur Beendigung von Kontroversen bei.

Wenn ein Ausdruck von einem Konzept auf ein anderes übertragen wird, weil die zugrundeliegende Vorstellung sich geändert hat, entstehen unvermeidliche Mißverständnisse, und doch war in der Mehrheit der Fälle die Beibehaltung des technischen Terminus der ständigen Einführung neuer Ausdrücke vorzuziehen, solange es sich lediglich um eine leichte oder allmähliche Veränderung des zugrundeliegenden Konzepts handelte. Zum Beispiel bezog sich der Ausdruck „Gen“, als Johannsen ihn vorschlug, ganz spezifisch auf eine „nichtmaterielle“ Entität, eine „Recheneinheit“. Die Morgan-Schule verwandte diesen Ausdruck bald auf einen definitiven, deutlich materiellen Locus auf dem Chromosom, und die Molekulargenetik bezeichnete mit ihm einen bestimmten Satz von Basenpaaren, ebenfalls eine rein materielle Entität. Man könnte zahllose Beispiele dieser Art aufzählen.

Metaphern spielen in der Geschichte der Wissenschaft eine wichtige Rolle. Es gibt glückliche Metaphern und unglückliche. Darwins Terminus „natürliche Auslese“ lag auf der Grenze zwischen diesen beiden Kategorien und stieß bei den meisten seiner Zeitgenossen auf energischen Widerstand. Sie neigten dazu, das Subjekt der Auslese zu personifizieren und bestanden darauf, es gäbe keinen wirklichen Unterschied zwischen der Auslese der Natur und der Schöpfung Gottes. Als Darwin auf das Drängen seiner Freunde hin Spencers Terminus „Überleben des Geeignetsten“ übernahm, kam er vom

Regen in die Traufe, da diese neue Metapher nach einem Zirkelschluß klang. Als Sewall Wright zur Bezeichnung der stochastischen Veränderungsprozesse der Allelfrequenzen in kleinen Populationen eingeführte Ausdruck „genetische Drift“, wurde von manchen Autoren als eine ständige, in dieselbe Richtung führende Drift interpretiert. Die Erforschung der Einführung und des anschließenden Schicksals von Metaphern in der Biologie wäre für einen Historiker eine interessante Aufgabe.

Die eklektische Verschmelzung zweier konkurrierender Theorien

Biologische Theorien sind gewöhnlich recht komplex. Es kommt selten vor, daß sich eine Theorie eines unangefochtenen Monopols erfreut. Häufiger stehen zwei oder mehr Theorien miteinander in Konkurrenz, und der Meinungsstreit darüber, welche richtig ist, kann Jahrzehnte, wenn nicht Jahrhunderte lang anhalten. Die endgültige Lösung ist selten der komplette Sieg einer dieser alternativen Theorien, sondern öfter eine Synthese der besten Elemente mehrerer Theorien.

Zum Beispiel kombiniert die moderne eklektische Theorie der Rekapitulation die gültigen Komponenten der zwei sich zuvor bekämpfenden Theorien, nämlich der der Naturphilosophen und der von K. E. von Baer mit der Darwinschen Theorie der gemeinsamen Abstammung: die Ontogenese rekapituliert – mit mehr oder weniger großen Abweichungen – die ontogenetischen (*nicht* aber die Erwachsenen-) Stadien der Vorfahren.

Die Kontroverse über das Wesen des Erbmaterials, die von etwa 1880 bis weit in das 20. Jahrhundert hinein dauerte, ist ein weiteres Beispiel. Die Physikalisten glaubten, es sei entweder eine physikalische Kraft oder etwas „rein Chemisches“, wohingegen die Embryologen und Naturalisten von der unglaublichen Spezifität und Präzision derart beeindruckt waren, daß sie, ab Darwin und Weismann, eine wohlstrukturierte oder, wie ihre Gegner es nannten, eine „morphologische“ Basis der Vererbung postulierten. Natürlich waren während des größten Teils der Zeit, in der diese Kontroverse andauerte, Makromoleküle noch nicht bekannt. Als man 1953 die endgültige Antwort fand, stellte sich heraus, daß das genetische Material *sowohl chemisch als auch* hochgradig strukturiert war. Die Lösung des Meinungsstreits war eine Synthese der gegnerischen Standpunkte.

Hindernisse für die Reifung von Theorien und Begriffen

Die Wissenschaftshistoriker haben zahlreiche Faktoren beschrieben, die die Reifung eines Forschungsprogramms verzögerten oder die Annahme einer korrekten Theorie verhinderten; zweien Faktoren wird nicht immer genügend Gewicht beigemessen.

Nichtberücksichtigung von Alternativen

Ich habe oben gezeigt, wie durch einen Prozeß der eklektischen Verschmelzung gelegentlich eine Synthese zweier konkurrierender Theorien möglich ist. Leider ist es nicht immer so. Wenn eine wissenschaftliche Theorie zum Teil falsch ist, wird sie gewöhnlich

nicht durch die Korrektur der falschen Komponente verbessert, sondern es wird vielmehr als eine Art Antithese eine Gegentheorie vorgeschlagen, als ob die ursprüngliche Theorie von Grund aus falsch gewesen wäre. Aber auch diese Gegentheorie wird in einigen Aspekten falsch sein, die in der ursprünglichen Theorie korrekt waren. Als zum Beispiel die embryologische Forschung unmißverständlich ergab, daß die Präformation (im Sinne der Einkapselung) falsch war, wurde sie nicht durch eine modifizierte Theorie der Präformation (genetisches Programm) ersetzt, sondern stattdessen durch eine rein epigenetische Theorie. Um noch ein anderes Beispiel zu nennen: die Gegner der Theorie der Rekapitulation der ancestralen Erwachsenenstadien vertraten eine Theorie der Embryogenese, die jeglichen Einfluß der Vorfahren leugnete und die Ähnlichkeiten der ontogenetischen Stadien einer rein zufälligen parallellaufenden Progression vom weniger zum stärker Spezialisierten zuschrieben. Schließlich: die Gegner der neo-lamarckistischen Evolutionstheorien, die sich auf den Einfluß der Umwelt beriefen, vertraten Mutations-theorien, in denen der evolutive Wandel ausschließlich dem „Mutationsdruck“ (wiederholte Mutationen in dieselbe Richtung) zugeschrieben und jegliche Rolle der Umwelt (selbst als ein Agens der natürlichen Auslese) ausgeschlossen wurde.

Infolgedessen ist die Geschichte der Wissenschaft durch weite Pendelschläge charakterisiert. Immer, wenn eine völlig neue Theorie eingeführt wird, oder sogar in noch stärkerem Maße, wenn eine völlig neue Forschungstradition begründet wird, werden manche gültigen Wahrheiten aufgegeben. In einigen Fällen scheint dies nicht nötig gewesen zu sein. In anderen Fällen jedoch sieht es so aus, als sei die „Antithese-Phase“ notwendig gewesen, damit eine ausgewogene Hypothese formuliert werden konnte. Zum Beispiel wurden zwischen 1859 und 1940 derart häufig und derart unkritisch neue Theorien der sympatrischen Speziation vorgeschlagen, daß es vermutlich notwendig war, die Prävalenz der geographischen Speziation mit fast intolerantem Nachdruck zu behaupten, um eine kritischere Behandlung des Problems der sympatrischen Artbildung zu erzwingen.

Das Schwingen des Pendels kann dazu führen, daß eine Forschungstradition völlig aufgegeben wird. Die Einführung des Physikalismus in die Physiologie durch Carl Ludwig und J. Müllers Schüler hatte die Aufgabe eines vielversprechenden Anfangs der ökologischen Physiologie (z. B. Bergmanns Arbeiten) und in der Tat das Ende aller Warumfragen in der Physiologie zur Folge. Sie führte zu einer glänzenden Blüte der Physiologie der unmittelbaren Ursachen, aber es dauerte fast hundert Jahre, bis in der Ökophysiologie ein neuer Anfang gemacht wurde, der sich auf die adaptive Natur physiologischer Prozesse konzentriert.

Viele langjährige Kontroversen in der Wissenschaft waren dadurch verursacht, daß die Widersacher nicht erkannten, daß die zwei gegnerischen Standpunkte nicht die einzigen vorstellbaren Erklärungsmöglichkeiten waren. Man fragt sich, ob nicht das alte Axiom der logischen Zweiteilung, *Tertium non datur*, die unbewußte Norm für diese Einstellung ist. Die Erklärung der organischen Vielfalt war für Louis Agassiz, daß sie entweder dem Plan des Schöpfers entspricht, oder aber das zufällige Nebenprodukt des blinden Spiels physikalischer Kräfte ist (Mayr, 1959e). Darwins Erklärung (natürliche Auslese) lag so weit außerhalb der alternativen Erklärungsmodelle von Agassiz, daß sie von allen seinen Argumenten gar nicht berührt wurde. Agassiz' Beweisführung war natürlich nichts anderes als eine Version der alten Alternative „Zufall oder Notwendigkeit“. Sogar Monod (1970) übersah, daß der Prozess der natürlichen Auslese eine Option anbietet, mit der sich die wenig schmackhafte Entscheidung zwischen Zufall und

Notwendigkeit umgehen läßt. Die klassische Haltung im Kampf zwischen Präformation und Epigenese (Roe, 1981) oder in den Formulierungen der Rekapitulationstheorie durch von Baer und Haeckel sind andere Beispiele. Es wäre interessant, einmal zusammenzustellen, in wie vielen der großen Kontroversen in der Geschichte der Biologie ein solches Beschränken auf nur zwei Möglichkeiten eine Rolle gespielt hat. Die Häufigkeit solch unvollständiger Alternativen sollte für die Beteiligten in jedem Meinungsstreit ein Anlaß sein, sorgfältig zu studieren, ob es nicht noch eine dritte Möglichkeit gibt, die aus der Sackgasse der Kontroverse führen könnte.

Eine zweite Art falscher Alternativen liegt dann vor, wenn die Frage „entweder – oder“ gestellt wird, die sogenannten Alternativen in Wirklichkeit aber lediglich zwei Seiten ein und derselben Münze sind. Ein Beispiel ist die Behauptung (White, 1978), Artbildung sei sehr häufig chromosomaler Natur und nicht geographischer. White hat natürlich recht, wenn er sagt, daß Chromosomen-Neuanordnungen häufig entscheidend an der Artbildung beteiligt sind, doch erfordert dies nicht die Aufgabe des Prozesses der geographischen Artbildung. Ganz im Gegenteil setzen sich solche Chromosomen-Neuanordnungen am leichtesten in peripher isolierten Gründerpopulationen durch, d. h. in geographischer Isolation. Dieses „Zwei-Seiten-derselben-Medaille“-Prinzip wurde von einem Populationsbiologen übersehen, der kürzlich empfahl, die Arten zu ignorieren, da sie lediglich willkürliche Erfindungen der Taxonomen seien, und stattdessen Populationen zu untersuchen. Dieser Autor übersah bei seiner Empfehlung die Tatsache, daß eine Population mit zwei Arten anderer Populationen in Beziehung steht: mit denen, die nicht denselben Raum bewohnen, aber die gleichen Isolationsmechanismen besitzen (d. h. konspezifische Populationen), und solchen, die im selben Raum leben, aber fortpflanzungsmäßig isoliert sind (d. h. verschiedene Arten). Deshalb kann man ohne den Artbegriff nicht auskommen.

Falsche Alternativen liegen fast allen großen Kontroversen in der Geschichte der Evolutionsbiologie zugrunde: Isolation oder natürliche Auslese (M. Wagner), Mutation oder natürliche Auslese (de Vries, Bateson, Morgan), allmähliche Evolution oder diskontinuierliche Vererbung (Mendelisten kontra Biometriker), Bedeutung der Umwelt oder natürliche Auslese (Neo-Lamarckisten und ihre Gegner), Verhalten oder Mutation (Präadaptionisten), um nur einige wenige zu nennen. Das Prinzip der „zwei Seiten derselben Medaille“ muß bei jedem biologischen Phänomen im Auge behalten werden, denn jedes Phänomen in der Biologie hat sowohl unmittelbare als auch evolutionäre Ursachen. Weder die Entwicklungsmechanik, die sich mit unmittelbaren Faktoren befaßt, noch die vergleichende (phylogenetische) Embryologie, die sich mit evolutionärer Kausalität beschäftigt, kann für sich allein eine Erscheinung vollständig erklären. Der sexuelle Dimorphismus (hormonale gegen selektionistische Interpretation) ist ein weiteres Beispiel solcher kausalen Dualität, und das gleiche gilt für alle jahreszeitlich bedingten Phänomene, wie den Vogelzug (Mayr, 1961). Die zwei Typen von Erklärung sind nicht, wie einige Autoren irrtümlich glauben, alternative Lösungen für die Probleme, sondern sie müssen beide erforscht werden, bevor wir eine umfassende Erklärung des Phänomens geben können.

Irrtümliche Suche nach Gesetzen

Dies ist ein zweites Hindernis für die Reifung von Theorien und Konzepten. Was die Anwendung von Gesetzen in der Biologie betrifft, so darf man nicht vergessen, daß alle Normen in der Wissenschaft etwa vierhundert Jahre lang von den exakten Wissenschaften gesetzt wurden. Erst seit 1859 hat die Biologie begonnen, sich von der Bevormundung durch die exakten Wissenschaften zu emanzipieren. Welche Regelmäßigkeiten oder allgemeinen Prinzipien auch immer ein Biologe vor jenem Zeitpunkt entdeckte (und zum großen Teil sogar noch danach), er fühlte sich verpflichtet, diese in der Ausdrucksweise und im Begriffsrahmen der exakten Wissenschaften zu erklären.

Ich habe in diesem Band viele Fälle aufgeführt, in denen der Physikalismus schädliche Auswirkungen auf Entwicklungen in der Biologie hatte. Zum Beispiel gilt in den exakten Wissenschaften ein Gesetz, das für eine spezielle Gruppe von Erscheinungen gültig ist, gewöhnlich in gleicher Weise auch für alle ähnlichen Gruppen, es sei denn, daß eben gerade die Tatsache, daß das Gesetz nicht auf eine Reihe von Phänomenen anwendbar ist, zeigt, daß es sich nicht um ähnliche Phänomene handelt. Wie sich erwiesen hat, ist diese Überlegung in der Physik und verwandten Wissenschaften von beträchtlichem heuristischem Wert. In der Biologie, wo man so viele einzigartige Phänomene vorfindet und wo praktisch alle sogenannten Gesetze Ausnahmen haben, hat der Glaube an die Universalität von Gesetzen zahlreiche ungültige Verallgemeinerungen wie auch Meinungsverschiedenheiten hervorgebracht. Immer wieder von neuem, wenn Beobachtungen an einer Art oder an einem höheren Taxon durch Generalisierung auf alle anderen Taxa ausgedehnt wurden, stellte sich heraus, daß die Verallgemeinerung nicht zutraf.

Der Quinarianismus ist eine der vielen fehlgegründeten Bemühungen, die Biologie „wissenschaftlich“ zu machen, indem man sie quantifiziert oder feststehenden „Gesetzen“ gehorchen läßt. Es schien höchst unwissenschaftlich zu sein, daß Taxa unterschiedliche Größen haben; daher versuchte man, alle Organismen in Gruppen einer bestimmten Zahl, gewöhnlich fünf, hineinzupressen. Hatte man eine solche numerische Klassifikation, so machte dies die Systematik in den Augen der Anhänger des Quinarianismus ebenso wissenschaftlich, wie Galilei und Newton die Physik zu einer Wissenschaft gemacht hatten.

Ein anderes Beispiel ist Schwanns Versuch, den Ursprung von Zellen in Analogie zum Entstehen von Kristallen zu erklären. „Das Hauptresultat der Untersuchung ist, daß ein gemeinsames Entwicklungsprinzip allen einzelnen Elementarteilen aller Organismen zum Grunde liegt, ungefähr so wie alle Krystalle trotz der Verschiedenheit ihrer Form sich doch nach denselben Gesetzen bilden“ (1839, S. iv).

Als Edgar Anderson in den dreißiger und vierziger Jahren des 20. Jahrhunderts entdeckte, wie weitverbreitet die kryptische Bastardierung bei Pflanzen ist, waren er, Epling, Stebbins und andere Botaniker davon überzeugt, die Zoologen hätten nur deshalb keine ebenso hohe Häufigkeit von Hybridisierung bei Tieren entdeckt, weil sie nicht richtig danach gesucht hätten. In den nächsten fünfundzwanzig Jahren wurden beträchtliche Anstrengungen gemacht, um kryptische Bastardierung bei Tieren zu entdecken, aber die Resultate waren im großen und ganzen negativ. Höhere Tiere sind einfach andere genetische Systeme als Pflanzen. Dasselbe gilt für das Auftreten von Polyploidie. Ungefähr 50% der Blütenpflanzen sind Polyploide, und einige führende Zytogenetiker der zwanziger, dreißiger und vierziger Jahre des 20. Jahrhunderts waren überzeugt, Polyploidie müßte bei Tieren „daher“ ebenso weit verbreitet sein. Tatsächlich ist mit Ausnah-

me einiger Gruppen, die die geschlechtliche Fortpflanzung aufgegeben haben, Polyploidie im Tierreich äußerst selten, und Unterschiede in der Chromosomenzahl, die früher einer Polyploidie zugeschrieben wurden, sind in den meisten Fällen anders zu erklären (White 1973; 1978).

Noch ein weiteres Beispiel möchte ich geben: bestimmte Tiergruppen, etwa Süßwasserfische, haben sehr kümmerliche Ausbreitungsfähigkeiten. Gewöhnlich können sie sich nur dann von einem Verbreitungsgebiet in ein anderes ausbreiten, wenn die Festlandmassen in physischem Kontakt miteinander sind. Manche Biogeographen, deren Spezialgebiet die Verbreitung von Süßwasserfischen oder anderen schlechten Kolonisierern ist, kamen voreilig zu dem Schluß, die Verbreitung aller Tiergruppen spiegele die frühere Geschichte der Landmassen wider. In Wirklichkeit jedoch können die meisten Arten in vielen Organismengruppen bei ihrer Ausbreitung recht breite Wasserflächen überwinden; es würde zu falschen Schlüssen führen, wollte man das Verbreitungsmuster solcher sich leicht ausbreitenden Gruppen als Grundlage für die Rekonstruktion früherer Landverbindungen benutzen.

Das Kennzeichen der meisten komplexen Systeme ist Einzigartigkeit. In den exakten Wissenschaften kommen natürlich auch Fälle von Einzigartigkeit vor. Während der jüngsten Erforschungen des Weltraums zeigten die Befunde über jeden erforschten Planeten, daß ihre Atmosphäre und ihre Oberflächengeologie einzigartig waren. Dies bedeutet nicht etwa, daß in den Wissenschaften, die reich an einzigartigen Phänomenen sind, keine Generalisierungen möglich sind; es bedeutet lediglich, daß sie in probabilistischer Form formuliert werden müssen und darüber hinaus auch, daß solche probabilistischen Verallgemeinerungen (wie auch immer man sie benennen will) im täglichen Leben eines Wissenschaftlers von weit größerer Bedeutung sind als sogenannte universelle Gesetze.

Der heuristische Wert falscher Theorien

Es ist seltsam, wie oft sich falsche Theorien auf bestimmte Zweige der Wissenschaft günstig ausgewirkt haben. Solche Theorien stimulieren häufig eine Suche nach bestätigten Fakten, die von den gängigen Theorien ignoriert worden wären, als Unterstützung für andersartige Erklärungssysteme aber höchst nützlich sein können. Zum Beispiel regte der Geoffroyismus, der Glaube an einen unmittelbaren Umwelteinfluß, eine sehr eifrige Suche nach Korrelationen zwischen Umwelt und adaptiven Merkmalen an. Schließlich wurde dieses umfangreiche Schrifttum zu einem überzeugenden Belegmaterial für die Theorie der natürlichen Auslese. Die Vertreter der Selektionstheorie brauchten solche Korrelationen nicht mehr zu entdecken, denn sie waren von den Neo-Lamarckisten bereits gesammelt und sorgfältig zusammengestellt worden.

Der Vitalismus hatte vielleicht eine vorteilhaftere Wirkung auf die Entwicklung der Physiologie im 18. und frühen 19. Jahrhundert als der Mechanismus. Der Vitalist Bichat beeinflusste die späteren Forschungen von Magendie und Bernard stärker als Mechanisten wie LaMettrie und Holbach. Die Naturtheologie produzierte eine großartige Sammlung von Beobachtungen über alle Arten von Anpassungen in der Natur. Dieses Material konnte *in toto* in die Evolutionsbiologie übernommen werden, sobald der „Schöpfungsplan“ durch die natürliche Auslese ersetzt worden war. Die Beobachtungen von Verhaltensweisen durch Naturtheologen wie Reimarus und Kirby bildeten eine äußerst wertvolle Grundlage für das spätere Studium des tierischen Verhaltens.

Wenn also eine Forschungstradition eine Fülle von Fakten zusammentragen kann, durch die sie scheinbar bestätigt wird, so deutet dies darauf hin, daß bei den gegnerischen Theorien etwas nicht in Ordnung ist. Es bestätigt gleichzeitig die alte Beobachtung, daß Fakten, solange sie korrekt sind, niemals ihren Wert verlieren, wohingegen Hypothesen und Theorien die Forschung stimulieren können unabhängig davon, ob sie gültig sind oder nicht.

Die Wissenschaften und das äußere Milieu

In den vorangehenden Abschnitten lag der Nachdruck auf Entwicklungen innerhalb der Wissenschaft. Die Wissenschaftssoziologen haben aber sehr richtig die Tatsache betont, daß die Wissenschaft sich nicht in einem Vakuum abspielt, sondern unvermeidlich den allgemeinen Zeitgeist der Epoche widerspiegelt. Ich habe dies in Kapitel 3 ausführlich zu zeigen gesucht und auch in Kapitel 1 auf die Kontroverse zwischen Externalisten und Internalisten hingewiesen. In diesem Kapitel möchte ich versuchen, ein paar spezifische Probleme zu erörtern.

In einem solch großen Forschungsgebiet wie der Biologie gibt es fast immer ein beherrschendes Gebiet, das für eine gegebene Epoche den Ton angibt, etwa die Systematik in der Zeit von Linnaeus, die Physiologie in den dreißiger bis fünfziger Jahren des 19. Jahrhunderts, Evolution und Phylogenese in den sechziger und siebziger Jahren des 19. Jahrhunderts und die Genetik in den ersten zwei Jahrzehnten des 20. Jahrhunderts (wobei sie jedoch schließlich das Rampenlicht mit der Entwicklungsmechanik teilte), die Molekularbiologie ab den fünfziger Jahren und vielleicht heute die Ökologie. Diese Epochen folgen nicht unbedingt strikt hintereinander, denn Anlauf und Abflauen jeder dieser Perioden ziehen sich über einen hinreichend langen Zeitraum hin, so daß gewöhnlich zwei oder mehr gleichzeitig bestehen. Diesen Entwicklungen innerhalb der biologischen Disziplinen sind einige allgemeinere Einflüsse überlagert, die alle Zweige der Biologie gleichzeitig betreffen. Die Romantik und die Naturphilosophie in Deutschland von den achtziger Jahren des 18. Jahrhunderts bis zu den dreißiger Jahren des 19. Jahrhunderts waren solche Einflüsse; die Naturtheologie in England in der ersten Hälfte des 19. Jahrhunderts ein anderer; und noch ein Beispiel ist der physikalistische Reduktionismus in einem großen Teil des 20. Jahrhunderts. Jede dieser übergreifenden Ideologien hatte auf einige Teile der Biologie einen günstigen Einfluß, auf andere dagegen einen hindernden, wenn nicht sogar deutlich schädlichen Effekt. Die einzige umfassende Verallgemeinerung, die ich an dieser Stelle zu machen bereit bin, ist, daß jeder dieser generellen Einflüsse entweder jeweils die Funktionsbiologie oder die Evolutionsbiologie begünstigt und den jeweils anderen Zweig negativ beeinflusst hat. Erst in den letzten Jahrzehnten hat man erkannt, wie drastisch verschieden die Begriffswelten dieser zwei Hauptunterteilungen der Biologie sind.

Jede dominierende Forschungstradition fördert bestimmte Erklärungsmodelle, und es besteht immer eine große Gefahr, daß solche Erklärungen auf Situationen angewandt werden, in denen sie unangebracht sind. Als „Bewegungen und Kräfte“ als Erklärung in den exakten Wissenschaften in Mode waren, wurden physiologische Prozesse durch „Bewegungen und Kräfte“ erklärt. Als Newton durch die Einführung der Schwerkraft irdische und kosmische Mechanik vereinigte, schien unverzüglich eine „Lebenskraft“ alle Erscheinungen der Lebewesen zu erklären. Da Klassen unbelebter Gegenstände ge-

wöhnlich aus identischen Gliedern bestehen, d. h. da sie in ihrer Zusammensetzung homogen sind, versuchte der Genetiker Johannsen, der einen großen Teil seiner Ausbildung in physiologischer und physikalischer Chemie erhalten hatte, die genetisch heterogenen Populationen zu „reinigen“, indem er „reine Linien“ isolierte. Es ließen sich zahlreiche ähnliche Fälle nennen, wo die Anwendung der gerade gängigen Konzepte oder Techniken keine sinnvollen Resultate ergab.

Vorspiegeln falscher Tatsachen oder echte Einflüsse?

Wie Merton (1973) richtig betont hat, streben Wissenschaftler nach Anerkennung. Sie befürchten, ihre Arbeit könnte nicht zur Kenntnis genommen werden, wenn sie sie in einer Ausdrucksweise oder in Bildern vorbringen, die nicht der Mode entsprechen. Wann immer möglich, werden sie daher zur Unterstützung ihrer Schlüsse einen berühmten Wissenschaftler oder Philosophen zitieren. Einige Wissenschaftshistoriker haben darin recht unkritisch einen Beweis für einen unmittelbaren Einfluß der genannten Autoritäten auf das Denken der entsprechenden Wissenschaftler gesehen; doch ergibt ein sorgfältiges Studium der Schriften dieser Wissenschaftler häufig, daß sie völlig unabhängig zu ihren Schlußfolgerungen gekommen waren und nur während des Niederschreibens der Arbeit die Meinung einer Autorität sozusagen als „Aushängeschild“ zur Qualitätsgarantie angebracht hatten.

Als Locke auf dem Höhepunkt seines Ruhms stand, behaupteten Wissenschaftler, sie seien durch Lockes Empirizismus zu ihren Resultaten gekommen, obgleich sie ihre Methode nach der Lektüre von Locke nicht im geringsten geändert hatten. In den letzten Jahren, als Karl Popper unter Wissenschaftlern die große Mode war, überboten sich gegnerische taxonomische Schulen in der Behauptung, sie seien die wahren Schüler Poppers. Zur Zeit Darwins genoß die Induktion (oder was man für Induktion hielt) großes Ansehen, und demgemäß proklamierte Darwin feierlich, er folge „der wahren Baconschen Methode“, während de facto sein hypothetisch-deduktiver Ansatz von der induktiven Methode meilenweit entfernt war. Nachdem Dobzhansky auf die mathematischen Populationsanalysen von Fisher, Haldane und Wright aufmerksam gemacht hatte, führte die Mehrheit der Evolutionisten, die etwas auf sich hielten, in ihrer Bibliographie die Schriften dieser drei Wissenschaftler auf, gab aber später zu, sie entweder überhaupt nicht im Original oder nur zu einem sehr kleinen Teil gelesen zu haben. Als in der Renaissance die Methode der logischen (dichotomen) Teilung den Gipfel ihres Einflusses erreichte, erklärten alle Botaniker voller Stolz, sie folgten der aristotelischen Methode der Klassifikation, obgleich Aristoteles ausdrücklich darauf hingewiesen hatte, daß die Dichotomie zur Aufstellung biologischer Klassifikationen nicht geeignet sei, und obgleich sogar (wie heute deutlich ist) diese Botaniker tatsächlich durch genaues Untersuchen zu ihren Gruppierungen kamen und durchaus nicht durch logische Zweiteilung. Ich nenne diese Fälle als Warnung für jene, die versuchen, Einflüsse zu rekonstruieren. Die bloße Tatsache, daß ein Autor ein bestimmtes Werk zitiert oder sagt, er folge den Prinzipien dieses oder jenes Philosophen oder Wissenschaftlers, bedeutet nicht zwangsläufig, daß dieses zitierte Werk tatsächlich einen entscheidenden Einfluß auf sein Denken hatte.

Solange Mathematik, Physik und Chemie während des 18. und 19. Jahrhunderts in hohem Ansehen standen, war es für einen Wissenschaftler eine sichere Strategie, die ge-

eigneten Etiketten zu benutzen, wenn er seinem Werk Wert verleihen wollte. Ein Vorspiegeln falscher Tatsachen aus diesen Gründen findet sich daher besonders oft in solchen Fällen, in denen ein Autor eine Schrift mit Mathematik verbrämt, obwohl sie seinen Resultaten nicht das Geringste hinzufügt. Ein bekannter Taxonom bat seine Frau, die Mathematikerin war, an alle seine taxonomischen Schriften einen Anhang mit bis ins Einzelne ausgearbeiteten Statistiken seiner Messungen anzufügen, obgleich er sich bei seinen taxonomischen Schlüssen praktisch niemals dieser Statistiken bediente.

Umgekehrt sind in der Geschichte der Biologie mehrere Fälle bekannt – vielleicht sogar noch viele mehr, wenn man wirklich nach ihnen suchen würde –, wo ein Gesetz, Prinzip oder eine Verallgemeinerung aufgestellt, aber ignoriert wurde, weil es in Worten und nicht in Form einer mathematischen Gleichung formuliert war. Als es schließlich in mathematischen Begriffen ausgedrückt wurde, wurde es begrüßt und im allgemeinen akzeptiert. Zum Beispiel wies Castle (1903) nach, daß die genotypische Zusammensetzung einer Population konstant bleibt, wenn die Selektion aufhört, doch nahm niemand davon Notiz, bis Hardy und Weinberg dasselbe mathematisch formulierten. 1939 zeigte ich, daß die Vogelfauna einer Insel im pazifischen Ozean das Resultat eines Gleichgewichts zwischen Kolonisierung und Aussterben ist und analysierte dieses Prinzip ins Einzelne gehend in bezug auf Neu-Kaledonien. Wiederum wurde dies fünfundzwanzig Jahre lang ignoriert, bis MacArthur und Wilson in ihrer Theorie über Inselbiogeographie (1967) diesem Prinzip mathematische Form verliehen.

Traditionell neigen Forscher dazu, vom Ansatz ihrer jeweiligen Gegner in einer Weise zu reden, die wenig schmeichelhaft, wenn nicht sogar abfällig ist: „Meine Arbeit ist dynamisch, seine ist statisch; meine ist analytisch, seine rein deskriptiv; meine Erklärung ist rein mechanistisch (d. h. erklärt alles in chemisch-physikalischen Begriffen), seine ist holistisch (d. h. läßt vieles unerklärt).“ Kurioserweise machen die Gegenspieler vielleicht genau die gleichen Behauptungen. Alles mit Newtonschen Bewegungen und Kräften erklären zu können, war während eines großen Teils des 19. Jahrhunderts das Ideal, das man anstrebte, und zwar in solchem Maße, daß auch dann die „richtigen Worte“ benutzt wurden, wenn keine Spur einer wirklichen Newtonschen Analyse vorhanden war. Dies läßt sich gut an Nägelis mechanisch-physiologischer Theorie der Vererbung (1884) illustrieren. Tatsächlich war alles, was Nägeli vorzubringen imstande war, reine Spekulation (und alles, was in ihr neu war, erwies sich als falsch!) und doch rühmte er sich, er habe eine streng „mechanistische“ Theorie vorgeschlagen. „Mechanistisch“ bedeutete wissenschaftlich. Dies muß hier erwähnt werden, weil ein Historiker, der solche Aussagen als Außenseiter hört, möglicherweise nicht erkennen könnte, daß solche Behauptungen rein psychologische Waffen waren. Den Gegner herabsetzen, erhöht den eigenen Status. Aus diesem Grunde bezeichnete der Physiker Rutherford die Biologie als „Briefmarkensammeln“.

Die Einflußquellen

Es ist ein wohlbekanntes Phänomen, daß Autoren Fakten und Ideen jahre- wenn nicht jahrzehntelang völlig übersehen können, um sie in einem günstigen Moment bei der Konstruktion einer neuen Theorie oder eines neuen Konzepts heranzuziehen. Das exponentielle Wachstum von Populationen in Abwesenheit hindernder Faktoren zum Beispiel dürfte Darwin seit seinen Studententagen in Cambridge bekannt gewesen sein. Zu

jener Zeit befaßte er sich sehr gründlich mit der Lektüre von Paley, der in glänzender Weise über „Überfruchtbarkeit“ schrieb. Viele andere Autoren, die Darwin in den darauffolgenden zehn Jahren konsultierte, betonten dasselbe Prinzip, und doch brachte Darwin es erst am 28. September 1838 mit der weithin vertretenen Idee des Kampfes ums Dasein in Zusammenhang und machte dies zur Grundlage seiner Theorie der natürlichen Auslese.

Nichts ist wahrer als Pasteurs berühmter Satz, daß nur „der vorbereitete Verstand“ Entdeckungen macht. Jedoch hat man sich bisher wenig Gedanken darüber gemacht, durch welchen Prozeß der Verstand denn eigentlich „vorbereitet“ wird. Eine bloße Kenntnis gewisser Fakten ist nicht genug, ebenso wenig das Vorhandensein bestimmter Vorstellungen und Ideen, solange beide in verschiedenen Gehirnabteilungen verpackt sind. Ein erstaunlich hoher Anteil wichtiger neuer Begriffe und Theorien beruht auf Komponenten, die bereits lange Zeit zur Verfügung gestanden hatten, die aber niemand hatte richtig zusammenfügen können. Das darf man bei der Suche nach äußeren Einflüssen in der Entwicklung wissenschaftlicher Ideen niemals vergessen. Überlegungen, die aus der Soziologie, Ökonomie, Anthropologie und Ethik kommen, können in Gedächtniszentren gespeichert sein, die keinen offenen Zugang zur Evolutionsbiologie, Ökologie oder Ethologie besitzen.

Als Darwin zum Beispiel das Konzept der Merkmalsdivergenz entwickelte, behauptete er, er sei entscheidend von Milne-Edwards Begriff einer funktionellen Arbeitsteilung beeinflusst gewesen, wobei er die Arbeitsteilung unter den Körperteilen mit der Arbeitsteilung in der Fabrikation und Sozialökonomie verglich. Schweber (1977) wunderte sich darüber, warum Darwin diesen Gedanken nicht den britischen Autoren zuschrieb, die es seit Adam Smith niemals versäumten, die Bedeutung der Arbeitsteilung, der Konkurrenz und damit zusammenhängende Fragen zu betonen. Es ist keine Frage, daß Darwin mit diesen Gedanken vertraut war, hatte er doch die Mehrheit der relevanten Literatur gelesen. Doch er speicherte dieses Wissen in einem Fach seines Gehirns, das er niemals anzapfte, wenn er über evolutionäre Divergenz nachdachte. Erst als Milne-Edwards die Verbindung herstellte, erkannte Darwin, was ihm schon seit fünfzehn Jahren hätte klar sein sollen.

Die ganze Frage der Beziehungen zwischen verschiedenen Wissenblöcken bedarf des weiteren Studiums. Die Mehrheit der Paläontologen (eigentlich alle!) zwischen 1859 und Simpson erklärten makroevolutionäre Phänomene mit Hilfe entweder von Saltationen oder orthogenetischen Tendenzen (oder beidem). Als das genetische Beweismaterial unausweichlich zu der Einsicht zwang, daß keines dieser beiden erklärenden Systeme gültig sein konnte, demonstrierte Simpson, daß die makroevolutionären Phänomene mit der darwinistischen Theorie vollkommen in Einklang stehen. Zwar „bewies“ er dies nicht, denn wie soll man es beweisen? Dennoch war es von diesem Zeitpunkt an Aufgabe der Gegner des Darwinismus, Simpsons These zu widerlegen.

Dasselbe traf in meinem eigenen Fall zu. Ich zeigte, daß die Phänomene der Artbildung, Biologie der Arten, adaptiven geographischen Variation, Bildung höherer Taxa und so weiter durchaus mit einer darwinistischen Erklärung vereinbar sind, und wies darüber hinaus nach, daß die von den Mendelisten vorgebrachten entgegengesetzten Erklärungen nicht mit dem Beweismaterial der Systematiker vereinbar waren. Weder kann man die Phänomene auf der Populations- und Artebene von denen auf der Ebene des Gens ableiten, noch ist der umgekehrte Schritt möglich. Aber es läßt sich zeigen daß sie sich nicht widersprechen. Die Reduktionisten postulierten, daß die Phänomene auf ei-

ner Ebene unausweichlich die Konsequenzen der Phänomene auf einer anderen Ebene sind, aber das ist *nicht* der Fall.

Die Widerlegung eines Teils einer Theorie oder Forschungstradition beeinträchtigt nicht notwendigerweise ihre Hauptthese. Zum Beispiel gestand Darwin in seiner Theorie in gewissem Umfang indirekte Vererbung zu, und doch schwächte die spätere Demonstration, daß es keine indirekte Vererbung gibt, die Theorie der natürlichen Auslese keineswegs. Wenn überhaupt, so stärkte sie sie. In jeder gemischten oder komplexen Theorie können die verschiedenen Komponenten einen erheblichen Grad an Unabhängigkeit voneinander aufweisen.

Die Rolle des technischen Fortschritts in der wissenschaftlichen Forschung

Die Wissenschaftshistoriker betonen unablässig die Bedeutung der technologischen Verbesserungen in der Geschichte der Wissenschaft. Dies ist für alle wissenschaftlichen Disziplinen reichlich belegt. Ich habe wiederholt auf die Bedeutung der Erfindung des Mikroskops aufmerksam gemacht, und die gesamte Geschichte der Zytologie ist eine Geschichte der Auswirkung technischer Verbesserungen. Es beginnt mit der Erfindung des Mikroskops durch Jansson und Jansson (etwa 1590), der achromatischen Linsen (1923), der Ölimmersionslinsen (1878), des apochromatischen Objektivs (1886), des Phasenkontrastmikroskops (1934) und des Elektronenmikroskops (1938). Dementsprechend gab es auch ständige Verbesserungen bei der Herstellung mikroskopischer Präparate (Mikrotome, Quetschtechniken), bei der Fixierung und Färbung. Das wirkliche Verständnis des Zytoplasmas mußte bis zur Erfindung des Elektronenmikroskops zurückgestellt werden. Die Bedeutung neuer Instrumente und neuer Techniken ist in der Molekularbiologie sogar noch größer. Hier wurde im wahrsten Sinne des Wortes jede neue Erkenntnis durch eine neue Technik erreicht.

Ein weiterer wichtiger Aspekt der biologischen Technologie ist die Nutzung verschiedener Arten von Versuchsorganismen. Mendel zeigte, daß die Erbse für das Studium von Vererbungseinheiten ideal war, und sowohl er als auch de Vries entdeckten, daß andere Pflanzen (*Hieracium* und *Oenothera*) komplexe Eigenschaften besaßen, die irreführende Resultate ergaben. Die meisten Tier- und Pflanzenarten sind für Ausleseexperimente geeignet, nicht aber die selbstbefruchtende und fast homozygote Gartenbohne, die Johannsen für seine Selektionsversuche ausgewählt hatte. C. W. Woodworth, ein Schüler von W. E. Castle, machte seinen Lehrer darauf aufmerksam, „daß die schnell brütende Obstfliege *Drosophila* bei Zuchtversuchen deutliche Vorteile gegenüber den Laboratoriums-Säugetieren besaß, die Castle damals benutzte“ (Davenport, 1941). Von Castles Laboratorium aus verbreitete sich die Verwendung von *Drosophila* auf die Laboratorien von Lutz und Morgan.

Die Geschichte der Genetik ist reich an Fällen, in denen Versuchstiere und Pflanzen entweder besonders glücklich oder unglücklich gewählt wurden. Beadle und Tatum's *Neurospora* und die anschließende Verwendung von Bakterien (*Escherichia coli*) sowie verschiedenen Viren waren eine glückliche Wahl. Nägelis unglückliche Wahl des apomiktischen *Hieracium* andererseits veranlaßte ihn, die Mendelschen Gesetze in Frage zu stellen. *Oenothera* war dafür verantwortlich, daß de Vries die Artbildung durch einzelne Mutationen postulierte, und Johannsens Gartenbohnen veranlaßten ihn, die Bedeutung der natürlichen Auslese zu leugnen. Für Wissenschaftler, die aus den exakten Wissen-

schaften zur Biologie kommen, wo die meisten Verallgemeinerungen universelle Gültigkeit haben, ist es besonders wichtig, zu erkennen, daß alle Organismen einzigartige Eigenschaften haben und daß man die bei einem Organismus gemachten Erkenntnisse nicht automatisch auf andere übertragen kann; sie sollten auch einsehen, daß gewisse Arten für bestimmte Untersuchungen weit günstiger sind als andere. Organismen sind komplexe biologische Systeme, von denen jedes einzigartige Merkmale hat. Wenn man die Literatur der Verhaltensbiologie vor den vierziger Jahren des 20. Jahrhunderts betrachtet, so entdeckt man, daß sie zu einem relativ großen Teil den Untersuchungen über „die Ratte“ gewidmet ist, wobei Kommentare und Erörterungen den Gedanken nahelegen, daß das, was für die Ratte entdeckt wurde, in gleicher Weise für jedes beliebige andere Tier ebenfalls gültig war (Beach, 1950). In späteren Primatenstudien wurde das Versuchstier oft einfach als „der Affe“ bezeichnet, als ob alle Affen dieselben charakteristischen Merkmale hätten. In physiologischen und embryologischen Studien bezogen sich die Hinweise oft auf „das Huhn“ oder „die Taube“, als würde dies die volle Vielfalt der 9000 Vogelarten erfassen.

Ein großer Teil des Fortschritts der Zytologie in den siebziger und achtziger Jahren des 19. Jahrhunderts war durch die Entdeckung immer neuer Typen zytologischen Materials bedingt, von denen jedes gewisse Vorteile gegenüber den anderen besaß. Van Benedens Entdeckung von *Ascaris* und Boveris Entdeckung bestimmter Seeigel erlaubten Einsichten, zu denen man mit keinem anderen damals bekannten Material kommen konnte.

Nicht nur die Wahl der richtigen Technik und eines geeigneten biologischen Materials ist für den wissenschaftlichen Fortschritt in der Biologie entscheidend wichtig, allgemein gesehen ist auch die Wahl der Methode von großer Bedeutung. Niemand zweifelt daran, daß die geeignete Technik für das Studium funktionaler Phänomene das Experiment ist; für die kausale Erklärung historischer (evolutionärer) Phänomene dagegen – das muß hervorgehoben werden – muß man gewöhnlich auf Schlußfolgerungen aus Beobachtungen zurückgreifen. Die Blindheit mancher Experimentalisten gegenüber den Befunden der Naturbeobachter war zu einem großen Ausmaß durch ihr eigensinniges Beharren darauf hervorgerufen, daß nur das Experiment Antworten auf wissenschaftliche Fragen geben könne. Daß eine historische Entwicklung, wie die Speziation oder – allgemeiner – die ganze Evolution, nur durch Schlußfolgerungen auf der Basis einer geeigneten reihenweisen Anordnung von Beobachtungen interpretiert werden kann, wurde von den Experimentalisten im ersten Drittel des 20. Jahrhunderts nicht nur nicht erkannt, sondern heftig abgelehnt. Selbst heute noch halten einige Autoren das Experiment für die ausschließliche Methode der Wissenschaft. Vor relativ kurzer Zeit bemerkte einer von ihnen, daß „ein experimentelles Herangehen an die Entstehung der Ursprünge der Arten in den Werken Darwins seltsamerweise fehle“. Diese Haltung war es auch, die Bateson den Erkenntnissen der Taxonomen gegenüber so blind werden ließ, daß er noch 1922 ihre schlüssigen Befunde völlig ignorierte. Wenn ein Teil einer historischen Darstellung (*historical narrative*) aus funktionalen Prozessen besteht, können sie experimentell getestet werden. Aber die historische Abfolge als solche, wie sie gewöhnlich bei Populationen oder anderen komplexen Systemen eine Rolle spielt, kann nur auf der Basis von Schlußfolgerungen rekonstruiert werden, die sich auf Beobachtungen stützen. Dadurch, daß de Vries so verbohrt darauf bestand, nur das Experiment sei ausschlaggebend, kam er fälschlicherweise zu dem Glauben, die Mutationen seien die Erklärung für die Entstehung der Arten. Es wäre interessant, die Geschichte der Wissenschaft darauf hin durch-

zugehen, wie oft die Forschung durch ein unangebrachtes Beharren auf dem Experiment in unpassende Richtungen gelenkt worden ist.

Fortschritt in der Wissenschaft

In Anbetracht der anscheinend ständig zunehmenden Zahl ungelöster wissenschaftlicher Probleme wird gelegentlich der Zweifel laut, ob die Wissenschaft tatsächlich überhaupt Fortschritte macht. Es ist nicht leicht, wissenschaftlichen Fortschritt zu definieren. Er ist gekennzeichnet durch ein verbessertes Verständnis zuvor verwirrender Phänomene, durch die Beseitigung von Widersprüchen, das Öffnen „schwarzer Kästen“, durch die Möglichkeit, bessere probabilistische Voraussagen zu machen und durch das Auffinden kausaler Zusammenhänge zwischen zuvor unzusammenhängenden Erscheinungen. Trotz der Schwierigkeit der Definition befindet sich ein praktizierender Wissenschaftler selten im Zweifel, ob eine neue Entdeckung, Theorie oder Vorstellung zum Fortschritt der Wissenschaft beiträgt oder nicht. Allerdings ist darauf hingewiesen worden (Kuhn, 1962; Feyerabend, 1975), daß die Wissenschaft in ihren Methoden oft recht irrational ist und daß Fortschritt in einer Richtung von Verlusten in anderen Richtungen begleitet sein kann.

Wie ich in Kapitel 1 betont habe, scheint mir der Fortschritt in der Biologie nicht so sehr durch individuelle Entdeckungen, wie wichtig auch immer sie sein mögen, oder durch das Vorschlagen neuer Theorien gekennzeichnet zu sein, sondern vielmehr durch die allmähliche, aber entscheidende Entwicklung neuer Konzepte und das Aufgeben zuvor vorherrschender Vorstellungen. In den meisten Fällen erfolgte die Entwicklung wichtiger neuer Konzepte nicht aufgrund einzelner Entdeckungen, sondern war durch eine neue Interpretation bereits zuvor begründeter Fakten bedingt. Darwins Theorie der Abstammung mit Modifikation durch natürliche Auslese ist ein recht gutes Beispiel für dieses Prinzip. Andere solche wichtigen Konzepte, die zum großen Teil auf bereits zuvor bekannten Tatsachen beruhen, sind der Begriff der biologischen Art, des genetischen Programms, der genetischen Rekombination, der beschleunigten Artbildung in peripher isolierten Populationen, die Zelltheorie und sogar das Genkonzept.

Die radikalsten Veränderungen im Begriffsrahmen einer Wissenschaft bezeichnet man gewöhnlich als wissenschaftliche Revolution – etwas, worüber in den letzten zwanzig Jahren viel geschrieben worden ist. Wie ich bereits zu einem früheren Zeitpunkt angedeutet habe (Mayr, 1972b), zog sich die Darwinsche Revolution, wie fast alle größeren biologischen Kontroversen, über weit mehr Jahre hin als man einer wissenschaftlichen Revolution gewöhnlich zugesteht. Mir ist kein einziger Fall in der Biologie gegenwärtig, in dem eine drastische Substituierung von Paradigmen zwischen zwei Perioden „normaler Wissenschaft“ stattgefunden hätte. Andererseits besteht kein Zweifel daran, daß bestimmte Entdeckungen, neue Begriffe, Neuformulierungen alter Begriffe und neue Techniken tiefreichende Auswirkungen auf die nachfolgende Entwicklung der Biologie gehabt haben. Man braucht nur an die Veröffentlichung von *Origin of Species*, die Wiederentdeckung Mendels, die Synthese der Evolutionsbiologie und die Entdeckung der DNA-Struktur zu denken. Obgleich das Konzept der wissenschaftlichen Revolution nicht angemessen wiedergibt, was während des Wachstums einer Wissenschaft geschieht, so wäre es doch ebenso unrealistisch, an eine stetige und gleichmäßige Rate des Fortschritts in der Wissenschaft zu glauben.

Vielleicht ist die Skepsis hinsichtlich des allgemeinen Fortschritts der Wissenschaft in den exakten Wissenschaften größer, wo den spektakulären Errungenschaften vom 17. bis zum Ende des 19. Jahrhunderts Entwicklungen folgten wie das Prinzip der Komplementarität, die Unschärferelation, die Rätsel der Elementarteilchen, Relativität und andere, die unerwartete Ungewißheiten mit sich gebracht haben. Es mag scheinen, als sei der Fortschritt in den biologischen Wissenschaften weitaus stetiger und klarer sichtbar gewesen: die Substituierung der statischen Welt durch eine sich entwickelnde Welt, gemeinsame Abstammung, natürliche Auslese, partikuläre Vererbung, die Rolle von Hormonen und Enzymen, Populationskonzept, biologische Arten, die Kontrolle der Entwicklung durch einen Satz genetischer Instruktionen, verschiedene Komponenten der ethologischen Theorie und wichtige Beiträge zum Verständnis der Funktion aller Organe des Körpers – um nur einen kleinen Bruchteil der unermesslichen Zahl konkreter Fortschritte in unserem Verständnis zu nennen. Wenn auch große Rätsel fortbestehen, insbesondere hinsichtlich der Funktionsweise komplexer Systeme, so kann doch niemand an dem enormen Fortschritt zweifeln, den die biologische Wissenschaft gemacht hat und noch weiterhin macht.

Wenn es jedoch darum geht, eine wirklich umfassende Wissenschaft der Wissenschaften zu entwickeln, so kann dies nur dadurch geschehen, daß man die aus den exakten Wissenschaften abgeleiteten Verallgemeinerungen mit denen der biologischen und sozialen Wissenschaften vergleicht und alle drei Zweige miteinander zu integrieren sucht. Ich vermute, das Rohmaterial für solche Vergleiche und für eine Integration ist bereits vorhanden, und es ist lediglich nötig, daß jemand dies zum Ziel seiner Forschung macht.

Anmerkungen

1 Einführung: Wie schreibt man eine Geschichte der Biologie?

Dies wird sehr gut an den zwei umfangreichsten und bekanntesten Geschichtswerken der Biologie deutlich, Radl (1907) und Nordenskiöld (1928). Beide wurden nicht nur vor mehr als fünfzig Jahren geschrieben, sondern auch von Autoren, von denen jeder einen sehr bestimmten Standpunkt vertrat. Radl war so etwas wie ein Romantiker und außerordentlich beeindruckt von der Bedeutung von Paracelsus, Schelling und Hegel. Nordenskiölds Geschichte der Biologie gilt zwar immer noch als Autorität, weist jedoch eine Reihe von Schwächen auf. Vor allem schrieb Nordenskiöld dies Werk zu einer Zeit, als das Ansehen des Darwinismus, zumindest auf dem europäischen Kontinent, einen Tiefpunkt erreicht hatte. Aufgrund seiner anti-darwinistischen Voreingenommenheit ist die Darstellung der Geschichte der Evolutionsbiologie in diesem Werk praktisch wertlos. Im Gegensatz dazu ist jedoch die Behandlung der Geschichte der Anatomie, Embryologie und Physiologie immer noch recht brauchbar. Beide Autoren betonen die lexicographischen und biographischen Aspekte und gehen im wesentlichen in chronologischer Reihenfolge vor. Nordenskiöld erkannte, daß die Geschichte der Biologie „ein Teil der allgemeinen Kulturgeschichte“ sein sollte und betonte, er habe sich darum bemüht, sich „bei seiner Abhandlung auf theoretische Prinzipien und Verallgemeinerungen ... die in der biologischen Forschung zutagetreten“, zu konzentrieren. Leider hat er sich bei der tatsächlichen Darstellung des Materials keineswegs in dem Maße an seine eigenen so vernünftigen Richtlinien gehalten, wie die moderne wissenschaftliche Geschichtsschreibung dies fordert.

2 Begriffsstruktur und Stellung der Biologie in der Naturwissenschaft

1. Die Beziehungen zwischen Wissenschaft und Religion sind jedoch weit komplexer als hier dargestellt werden kann. Siehe auch Merton (1938), Maritain (1942), Simpson (1949), Dillenberger (1960), Hooykaas (1972) und Moore (1979).

2. Die Geschichte der hypothetisch-deduktiven Methode ist noch nicht geschrieben. Ihre Anfänge gehen auf die deduktive Methode des Descartes zurück. Locke, Hume und andere Philosophen wandten sie gelegentlich an. Whewell war ein überzeugter Verfechter dieser Methode. Außer von Darwin wurde sie von mehreren Evolutionisten und anderen Wissenschaftlern im 19. Jahrhundert verwandt. Von Weismann (1892, S. 303) wurde sie hervorragend beschrieben; in der Tat war die deduktive Methode während seiner gesamten Laufbahn die wichtigste Methode für ihn. In den letzten Jahrzehnten sind Hempel, Popper und andere Philosophen für sie eingetreten. Siehe auch Hull (1973) und Ruse (1975 b; 1979 a).

3. Ein bekannter Autor behauptete zum Beispiel, in der Biologie sei im 19. (sic!) Jahrhundert „die experimentelle Methode an die Stelle der enzyklopädischen getreten“. Tatsächlich waren jedoch Gesner (1551) und Aldrovandi (1599) die letzten Enzyklopädisten. Und Autoren wie Ray, Tournefort, Buffon, Adanson und Linnaeus als Enzyklopädisten zu verunglimpfen, zeugt von erschreckender Unkenntnis. Wenn die Experimentalisten die Arbeit der Naturkundler nicht als enzyklopädisch bezeichnen, so nennen sie sie „rein deskriptiv“.

4. Nicht selten in der Geschichte der Naturwissenschaft und der Philosophie hat ein hartnäckiger Physiker zu irgendeinem Zeitpunkt seines Lebens seine Meinung geändert und die Autonomie und methodologische Eigenständigkeit der Biologie anerkannt. Cassirer hat dies in seinem Buch *The*

Problem of Knowledge (1950, S.118–216) ausgezeichnet dargestellt. Das beste Beispiel dafür ist Kant. In seinen *Metaphysischen Anfangsgründen der Naturwissenschaft* (1786) erklärte er immer noch, die wissenschaftlichen und mathematischen Auffassungen von der Natur seien ein und dasselbe und in jeder besonderen Naturlehre könne nur so viel eigentliche Wissenschaft angetroffen werden, als darin Mathematik anzutreffen ist. Als er nur wenige Jahre später die *Kritik der Urteilskraft* (1790) veröffentlichte, gab er zu, daß die Probleme der Biologie, insbesondere jene der organischen Mannigfaltigkeit und Anpassung, nicht mit der Methodik und dem begrenzten begrifflichen Gerüst der exakten Wissenschaften gelöst werden könnten. Daß Kant bei dem Versuch, eine Philosophie der Biologie zu entwickeln, kläglich versagte, ist in diesem Zusammenhang nicht relevant. Wichtig ist seine klare Einsicht, daß das Newtonsche Modell der Bewegungen und Kräfte und die reduktionistische Auffassung von Organismen keine Antworten auf die wichtigsten Fragen der Biologie gab. Selbst Leibniz, der unter den vorkantischen Philosophen die größte Neigung zur Biologie gehabt zu haben scheint, forderte, daß alle Erscheinungen der Natur mit denselben Gesetzen, d. h. mathematisch und mechanisch, erklärt werden müßten.

5. Glossarien wie die in meinen Büchern *Animal Species and Evolution* (1963) oder *Principles of Systematic Zoology* (1969), [deutsche Ausgaben *Artbegriff und Evolution* (1967) und *Grundlagen der zoologischen Systematik* (1975),] sind wahre Listen der in den jeweiligen Gebieten der Biologie wichtigen Konzepte.

6. Nicht jede Begriffsbildung, die das Individuum betont, führt zu „Populationsdenken“. Die Nominalisten zum Beispiel betonten, es existierten lediglich Individuen, die durch Namen in Klassen zusammengefaßt seien. Doch in ihren Schriften stellt man fest, daß sie sich in streng philosophischem (logischem) Sinne mit Individuen befassen und kein Gewicht auf deren einzigartige biologische Individualität legen. Als Lamarck z. B. die Existenz von Arten verneinte, indem er sagte, „es gibt lediglich Individuen“, behandelte er diese Individuen als identisch, da sie jeweils an einem bestimmten Ort identischen „Umständen“ ausgesetzt waren. Die schottischen Philosophen des 18. Jahrhunderts, die auch viel von Individuen sprachen, hoben die politischen Aspekte hervor, d. h. betrachteten das Individuum im Gegensatz zu Gesellschaft oder Staat, und ignorierten wiederum das Charakteristische der biologischen Einzigartigkeit.

Welche Rolle der Nominalismus beim Entstehen des Populationsdenkens gespielt hat, ist noch immer unklar. Er hat eine lange Geschichte. Bereits der Sophist Antisthenes vertrat nominalistische Ideen. Der Grammatiker Martianus Capella (etwa 400 v. Chr.) definierte das Genus rein nominalistisch als „das Ansammeln vieler Spezies unter einem Namen“. Seine Schriften waren das ganze Mittelalter hindurch populär und beeinflussten zweifellos die Begründung des Nominalismus. Von mehr unmittelbarem Interesse ist, daß die Schriften Lockes eine sonderbare Mischung aus Essentialismus und Nominalismus darstellen. Der Empirizismus war mit Sicherheit dem Populationsdenken förderlich, aber soweit mir bekannt ist, hat bisher niemand diesem Zusammenhang nachgespürt.

7. Es ist interessant, daß zweitausend Jahre später K. E. von Baer genau dasselbe Argument vorbrachte: Da die Entwicklung des Kükenembryos von der Befruchtung des Eis an so eindeutig zielgerichtet sei, müsse also auch das Universum als Ganzes samt aller historischen Prozesse in ihm, einschließlich der organischen Evolution, irgendeinen unbekannten Faktor enthalten, der die Entwicklung in zielgerichteter Weise „bestimme“.

8. Es ist möglich, eine historische Darstellung (historical narrative) in zahlreiche einzelne Schritte aufzuteilen, von denen jeder jeweils durch eine Konstellation von Bedingungen und entsprechenden Gesetzen beeinflusst wird, was für jeden dieser Schritte eine hohe Voraussagbarkeit gestattet. Allerdings wäre eine solche Analyse nicht praktisch wegen der großen Zahl von Schritten und Faktoren, die den Lauf der Ereignisse beeinflussen. Zu Vorhersagen, siehe auch Suppes (1971), Williams (1973 a), Good (1973), Ferguson (1976) und *Amer. Nat.* 111, S.386–394.

9. Mandelbaum (1971, S.380) hat darauf hingewiesen, daß der Begriff Emergenz eine lange Geschichte hat. Er wurde vertreten von Materialisten wie Marx und Engels, von Positivisten wie Comte, von den Nicht-Dualisten Alexander und Sellars wie auch von den Dualisten Lovejoy und Broad. G. H. Lewes entwickelte in seinem Werk *Problems of Life and Mind* (insbesondere Band 2, 1874–1875) die erste vollständige Philosophie, die auf dem Prinzip der Emergenz aufbaute. Emergenz war auch der bezeichnendste Aspekt der Philosophie von Claude Bernard. Engels sah in dem

Auftreten neuer und nicht reduzierbarer Eigenschaften in der Natur eine Manifestation der grundlegenden dialektischen Eigentransformation von Materie, ein Akzeptieren derartiger Eigenschaften kollidierte daher nicht mit dem Materialismus (Mandelbaum, 1971, S. 28).

Die moderne Physik hat die Emergenzphilosophie in zunehmendem Maße anerkannt. Aufgrund der bloßen Kenntnis der Atomstruktur, sagt Weisskopf (1977, S. 406), „würde kein Theoretiker (der die reale Welt nicht kennt) jemals die Existenz von Flüssigkeiten vorhersagen“. (Niels Bohr sagte mir 1953 dasselbe.) Weisskopf fährt fort: „Die Kenntnis der grundlegenden Gesetze ist nicht genug für ein wirkliches Verständnis der Beziehung, die zwischen den ‚Teilen‘ und dem ‚Ganzen‘ besteht, und zwar bei jedem Schritt in der Reihe von Hierarchien“ (S. 410).

10. Nichts zeigt die radikale Veränderung in der Philosophie der Biologie während der letzten Jahrzehnte deutlicher als ein Vergleich dieser kürzlich erschienenen Bücher mit der älteren Literatur, vertreten durch H. Driesch, H. Bergson, A. N. Whitehead, A. Arber, J. S. Haldane, R. S. Lillie, J. von Uexküll, W. E. Agar, aber auch mit den Schriften von L. J. Henderson, J. H. Woodger, L. L. Whyte, G. Sommerhoff, J. D. Bernal und E. S. Russell.

3 Das wechselnde geistige Milieu der Biologie

1. Fast jeder Abschnitt dieses Überblicks ist eine verdichtete Darstellung einer weitaus komplexeren Geschichte als aus meinem Bericht deutlich wird. Ausführlicher wird der ganze Sachverhalt in den Kapiteln 4 bis 19 bzw., soweit es die funktionale Biologie betrifft, in einem späteren Band erzählt werden. Die Aufgabe, die ich mir gesetzt habe, ist gewaltig. Ich hoffe, es ist mir einigermaßen gelungen, die wechselnde geistige Grundhaltung der Biologie insgesamt einzufangen, wie auch das Auf und Ab einzelner biologischer Fachrichtungen. Bei einem Punkt weiß ich, daß mir Grenzen gesetzt waren: es übersteigt meine Möglichkeiten, ein Bild des gesamten geistigen, sozialen und kulturellen Hintergrunds jeder einzelnen Epoche zu zeichnen, das der Wirklichkeit gerecht wird, und zu zeigen, wie und in welchem Ausmaß die Entwicklung des Denkens in den verschiedenen Bereichen der Biologie durch diesen Hintergrund beeinflusst worden ist. Dazu fehlt es mir an der Fachkenntnis, die ein Sozial- oder Geistesgeschichtler für diese Aufgabe mitbringen würde. Doch vielleicht ist kein einzelner Mensch in der Lage, ein ausgewogenes Bild zu zeichnen, gehen doch die Meinungen der Naturwissenschaftler und Sozialwissenschaftler bei dem Versuch, die Ursache wissenschaftlicher Entwicklungen zu untersuchen, zwangsläufig weit auseinander in bezug auf das Gewicht, das sie entweder den internen Faktoren oder denen des allgemeinen zeitgenössischen Milieus zumessen.

2. Über andere Erörterungen des wechselnden Milieus der Biologie, siehe die verschiedenen oben zitierten biologischen Geschichtswerke. Ebenso Pledge (1939), Dawes (1952), Taton (1958; 1964), Leclercq (1959), Hall (1969), Coleman (1971), Allen (1975), Smith (1976).

3. Zum Entstehen der ionischen Philosophie an der Küste Kleinasiens, siehe Sarton (1952, Bd. I). Zu weiteren Einzelheiten über die Auswirkungen der griechischen Philosophen auf die Geschichte der Biologie, siehe Kapitel 7–19. Für weitere Lektüre, siehe Adkins (1970), Kirk und Raven (1971), Freeman (1946), Guthrie (1965), de Santillana (1961).

4. Die Bedeutung der Ausdrücke „Zufall“ und „Notwendigkeit“ hat sich in der Geschichte der Philosophie wiederholt geändert. Ich benutze sie in ihrer heute üblichen Bedeutung.

5. Ich benutze die Ausdrücke „Essentialismus“ und „essentialistisch“ entsprechend der Definition Poppers (siehe Kapitel 2).

6. Es gibt eine gewaltige Literatur über Aristoteles, wovon sich ein Großteil mit Problemen befaßt, die für einen Biologen von geringem Interesse sind. Als allgemeine Bewertung fand ich Düring (1966) am besten. Abhandlungen spezieller Themen finden sich bei Balme, 1970 (Aristoteles' Zoologie), 1980 (Aristoteles' Nicht-Essentialismus) und Gotthelf (1976). Ausgezeichnete einführende Behandlungen sind in einigen der englischen Aristoteles-Ausgaben enthalten, insbesondere in der Loeb Library. Siehe auch die Bücher von Randall (1960) und Grene (1963).

Teil I: Die Vielfalt des Lebens

1. Eine Darstellung der Geistesgeschichte der Systematik ist besonders schwierig, da es dafür bisher kein wirkliches Vorbild gibt. Wie wenig die meisten Wissenschaftshistoriker die begriffsmäßige Entwicklung der Systematik verstehen, geht aus fast allen besser bekannten Werken der Wissen-

schaftsgeschichte oder historischen Abhandlungen spezifischer Zeitalter hervor. In den meisten Geschichten der Botanik wird die Geschichte der Systematik behandelt (Sachs, Jessen, Green, Mägdefrau), allerdings mit einer relativ starken Betonung der Biographie und klassifikatorischer Einzelheiten. Es gibt einige hervorragende spezielle Erörterungen, beispielsweise über die Verfasser der Kräuterbücher, über Ray, Linnaeus, Buffon, Cuvier, Darwin und so weiter, doch hat bisher niemand eine „Sicht aus einigem Abstand“ vorgelegt. Es war nicht leicht, aus der überwältigenden Menge von Einzelheiten das wesentliche der sich wandelnden Konzepte herauszufiltern. Ich hoffe, daß dem Leser meine Behandlung nicht zu unausgewogen erscheint.

2. Zur Literatur über volkstümliche Taxonomie, siehe auch Conklin (1962); Berlin, Breedlove und Raven (1974); Majnep und Bulmer (1977) und Gould (1979).

3. Leider gibt es keine gute Geschichte der größeren Museen oder Pflanzen- und Tiersammlungen auf der Welt. Was es gibt, sind Geschichten einzelner Museen, z. B. Anon (Murray) 1904–1912 oder Lingner (1970). Eine Geschichte der Vogelsammlungen in amerikanischen Museen findet sich bei Stresemann (1975), und hinsichtlich Pflanzensammlungen, siehe Lanjouw und Stafleu (1956). Eine Geschichte des Musée d'Histoire Naturelle (Paris) aus der Feder von Limoges ist in Vorbereitung.

4. Leidy (1853), Küchenmeister (1857), Leuckart (1886), Hoeppli (1959), Foster (1965).

5. Die beste Auskunft über die Geschichte der Protozoologie – mit Nachdruck auf der Biographie – findet sich in Corliss (1978, Teil I; 1979, Teil II, mit einer hervorragenden Bibliographie). Siehe auch Cole (1926) und historische Abschnitte in den Lehrbüchern von Manwell (1961) und Kudo (1966). Für weitere Einzelheiten wird auf Geschichtswerke der Botanik verwiesen, etwa Sachs (1890), Ballauf (1954), Jessen (1864), Mägdefrau (1973), Green (1909), Morton (1981).

6. Für eine Geschichte der Paläontologie konsultiere man Geikie (1897), Zittel (1899), Gillispie (1951), Haber (1959), Hölder (1960), Edwards (1967), Schneer (1969), Rudwick (1972). Siehe auch Guyénot (1941, S. 337–358); Ley (1968, S. 191–221).

7. Für Louis Agassiz war das natürliche System der Organismen „ein von der Höchsten Intelligenz entworfenes und in diesen Objekten sich manifestierendes System“ (1857, S. 4). In seinem *Essay on Classification* faßte er seine Ansichten folgendermaßen zusammen: „Alle organisierten Wesen weisen in sich all jene Kategorien der Struktur und Existenz auf, auf denen ein natürliches System begründet werden kann, und zwar auf solche Weise, daß der menschliche Geist, wenn er ihm nachspürt, lediglich die in der Natur in lebenden Realitäten ausgedrückten göttlichen Gedanken in die menschliche Sprache übersetzt“ (S. 136).

8. Die Literatur über die Geschichte der Klassifikationen ist uferlos. Schon 1763 schrieb Adanson eine Geschichte der Pflanzenklassifikationen. Hyman (1940) liefert eine kurze Geschichte aller von ihr erörterten Wirbellosenstämme und -klassen. In jüngerer Zeit sind eine Reihe spezialisierte Arbeiten über einzelne Taxa veröffentlicht worden. Als Beispiele seien Winsor (1976b) über die Radiata und Corliss (1978–79) über die Geschichte der Ciliaten genannt. Unerläßlich als Leitfaden sind die großen zoologischen Handbücher wie das deutsche von Kükenthal (1923) und das französische von Grassé (1948 ff. *Traité de Zoologie*).

9. Viele Autoren waren an diesem intellektuellen Fortschritt beteiligt, unter ihnen Beckner (1959), Cain (1958; 1959a; 1959b), Hennig (1950; 1966), Huxley (1940; 1958), Hull (1970), Inger (1958), Mayr (1942; 1963; 1969), Michener (1957), Remane (1952), Rensch (1934; 1947) und Simpson (1945; 1961).

Es ist erstaunlich, wie sehr die heutigen Kontroversen in der Systematik die gleichen sind wie zur Zeit nach Darwin, ja, viele von ihnen reichen bis zu Linnaeus, den Botanikern der Renaissance oder sogar Aristoteles zurück. Unter diesen Umständen ist Chronologie weniger wichtig als eine klare und relativ ausführliche Analyse der Probleme. Angesichts dieses Sachverhalts scheint eine problemorientierte Behandlung für eine Ideengeschichte am besten geeignet zu sein; deshalb habe ich diese Methode der Darstellung gewählt, obschon ich dabei Gefahr laufe, daß man mir vorwirft, ich hätte nicht eine chronologische Geschichte, sondern ein Lehrbuch über die Grundlagen der Systematik geschrieben.

4 Makrotaxonomie, die Wissenschaft der Klassifikation

1. Für die besten verfügbaren Analysen über die Klassifikationsmethode von Aristoteles, siehe Lloyd (1961) und Peck (1965). Ebenso auch Balme (1962) und Stresemann (1975, S. 3–6).

2. Aristoteles erkannte folgende höhere Taxa an: Bei den Bluttieren (Wirbeltieren) nannte er sechs recht ungleiche Gruppen: (1) behaarte, lebendgebärende Vierfüßer (Säugetiere); (2) Vögel; (3) Wale; (4) Fische; (5) Schlangen; (6) Eier legende Vierfüßer (vor allem Reptilien und Amphibien).

Bei den blutlosen Tieren erkannte er vier Gruppen an: (1) Malakia (Kopffüßer und weichschalige Crustaceen); (2) Crustaceen; (3) Schaltiere (die meisten Mollusken, Stachelhäuter, Manteltiere und andere hartschalige Meerestiere); und (4) Insekten. Diese Klassifikation (insbesondere der Bluttiere) wird von Aristoteles selbst nirgends deutlich aufgelistet, vielmehr wurde sie von späteren Kompilatoren aus seinen Schriften extrahiert. Allerdings ist in *Historia animalium* 4.523 a–b eine klare Aufzählung der blutlosen Tiere enthalten.

3. Weitere Erörterungen von Aristoteles finden sich in Kapitel 3 und 7.

4. Was man im Altertum über Tiere und Pflanzen fremder Länder wußte, wird in Sarton (1927–1948) berichtet. Eine lesbare Darstellung, einschließlich des Seemannsgarns früher Reisender, wie es von Herodot nacherzählt wurde, sowie eine Beschreibung der Leichtgläubigkeit der frühen Kompilatoren findet sich in Ley (1968).

5. Larson (1971) gibt eine ausgezeichnete Erörterung der Klassifikationsmethoden der Verfasser der Kräuterbücher sowie eine kritische Betrachtung der Darstellung durch Sachs (1890). Zu weiterer Literatur über Kräuterbücher, siehe Meyer (1854–1857), Fischer (1929), Arber (1938) und Thorndike (1945).

6. Die Werke von Brunfels, Bock und Fuchs hatten eine starke Belebung der Pflanzenbeschreibung zur Folge. An dieser Stelle kann ich lediglich Autoren wie Mattioli (1500–1577), Lobel (1538–1616), Cordus (1515–1544) und Lécluse (Clusius) (1526–1609) nennen, die nicht nur die Literatur um viele neue Arten bereicherten, sondern von denen auch mehrere (vor allem Lobel) die Methode von Bock übernahmen, der Pflanzen, „die einander ähnlich sehen“, nebeneinander anordnete. Die Anfänge der Entdeckung (oder Wiederentdeckung) der „Aufwärtsklassifikation“, die von Adanson später stark betont werden sollte, lagen zweifellos in den Schriften von Bock, Lobel und anderen Botanikern des 16. Jahrhunderts. Keiner von ihnen wandte sie so folgerichtig an wie Bauhin. (Siehe Mägdefrau, 1973, S. 21–31; Zimmermann, 1953, S. 114–120; Larson, 1971, S. 6–20).

7. Zu einem besseren Verständnis der scholastischen Logik, wie sie auf die Abwärtsklassifikation anwendbar ist, siehe Maritain (1946), Cain (1958; 1959 a), Stearn (1959) und Stafleu (1971). Eine Geschichte der Entwicklung der Beschreibungen findet sich in Hoppe (1978).

8. „Gewichten“ ist der Ausdruck, mit dem man die Bewertung taxonomischer Merkmale bezeichnet. Er geht von der Annahme aus, daß die Verwendung bestimmter Merkmale zu besseren, „natürlicheren“ Klassifikationen führe als die anderer. Die Frage jedoch, wie das Gewicht eines Merkmals zu bestimmen ist, ist immer umstritten geblieben.

Traditionsgemäß werden bestimmte Merkmale als brauchbarer (mehr „Gewicht“ besitzend) angesehen (Mayr, 1969, S. 217–228).

9. Die beste Analyse von Cesálpinos Methode stammt aus der Feder von Bremekamp (1953 b). Siehe auch Sachs (1890), Stafleu (1969), Larson (1971), Sloan (1972) und Sprague (1950, S. 7–12).

10. Zu Ray, siehe Sachs (1890, S. 69–74), Raven (1950), Sprague (1950, S. 19–20), Crowther (1960), Larson (1971, S. 37–44), Sloan (1972), Mägdefrau (1973, S. 43–46).

11. Zu Turner, siehe Raven (1947, S. 38–137), Stresemann (1975). Zu Rondelet, siehe Guyénot (1941). Zu Belon, siehe Guyénot (1941, S. 44–47, 139, 210), Stresemann (1975, S. 16–18, 24–26, 45). Zu Gesner, siehe Stresemann (1975, S. 18–21, 25), Larson (1971, S. 15–18), Ley (1929), Fischer (1967). Zu Aldrovandi, siehe Stresemann (1975, S. 19, 21, 27, 41), Guyénot (1941, S. 52, 139).

12. Bereits Linnaeus' Vater soll den Namen Linnaeus angenommen haben, und Carl veröffentlichte fast alle seine Schriften unter diesem Namen. Später (1762), nachdem er geadelt worden war, nahm er den Namen Carl von Linné an.

13. Die folgenden Titel ermöglichen einen ausgezeichneten Zugang zu den Konzepten und Praktiken von Linnaeus. Am umfassendsten sind Hagberg, Larson und Stafleu. Meine eigene Abhandlung ist nicht biographischer Art. Daudin (1926); Hagberg (1939); Svenson (1945); Stearn (1962); Cain (1958); Hofsten (1958); Larson (1971); Stafleu (1971); Stearn (1971). Gewisse Aspekte von Linnaeus' Denken werden an anderer Stelle in diesem Band erörtert, zum Beispiel seine Bewertung taxonomischer Merkmale, sein Konzept eines natürlichen Systems, sein Artbegriff und die binominale Nomenklatur.
14. Eine hervorragende Analyse von Linnaeus Philosophie der Natur findet sich bei Hofsten (1958). Siehe auch Stearn (1962), Egerton (1973) und Limoges (in Linné, 1972).
15. Zu der Art von Logik, die für Linnaeus' ganz besonders wichtig war, siehe Joseph (1916) oder Maritain (1946). Die Linnaeische Logik wird auch von Larson (1971), Stafleu (1971) und vor allem von Cain (1958) behandelt.
16. Zu Linnaeus' Gattungsbegriff, siehe in erster Linie Cain (1958), Stearn (1962), Larson (1971, S. 73–93) und Stafleu (1971, S. 68–76, 91–103).
17. Hoppe (1978) gibt eine Analyse der Geschichte der Gedanken über Beschreibungen und Diagnosen von Aristoteles bis Darwin.
18. Sir Joseph Banks konnte die Admiralität davon überzeugen, ihm und seinem Naturforscher, dem Schweden Solander (einem Schüler von Linnaeus) zu erlauben, Cook auf der ersten seiner großen Reisen in die Südsee zu begleiten (1768–1771). Damit setzte er ein Beispiel, dem man später bei anderen Reisen folgte, insbesondere bei Cooks Reise auf der *Resolution* (1772–1775), von der die Forsters ihre berühmten Sammlungen mit nach Hause brachten. Ihr Beispiel wiederum regte Alexander von Humboldt an (wie er selbst hervorhob), und dieser seinerseits war ein Vorbild für Darwin auf der *Beagle*. Von gleicher Bedeutung war, daß Banks der Naturgeschichte zu gesellschaftlichem und wissenschaftlichem Prestige verhalf. Während vieler Jahre war er Präsident der *Royal Society* und förderte in aktiver Weise naturgeschichtliche Sammlungen und Museen. Er war es auch, der den jungen J. E. Smith überredete, die Linnaeischen Sammlungen zu kaufen, die fünf Jahre später (1789) zur Gründung der *Linnean Society of London* führte.
19. Buffons frühere Vorstellung einer natürlichen Klassifikation ist in seinem „Premier Discours“ (*Oeuvr. Phil.*, 13 a–b) folgendermaßen beschrieben: „Es scheint mir, als sei die einzige Methode, eine informative und natürliche Klassifikation aufzustellen, die, Dinge zusammenzufassen, die ähnlich sind, und solche, die verschieden sind, zu trennen [Aufwärtsklassifikation!]. Wenn die Individuen völlig ähnlich sind oder sich so unterscheiden, daß sich dies nur mit Schwierigkeiten wahrnehmen läßt, so sind diese Individuen von derselben Art [er beschreibt weiter, wie man unterschiedliche Arten derselben Gattung und verschiedener Gattungen erkennt]. ... Dies ist die methodische Reihenfolge, die bei der Anordnung von Naturerzeugnissen zu befolgen ist. Man verstehe jedoch, daß die Ähnlichkeiten und Verschiedenheiten nicht nur [von Merkmalen], und daß die Gestalt, die Größe, die äußere Erscheinung, Zahl und Lage der verschiedenen Teile sowie die Substanz des Dinges selbst zu berücksichtigen sind.“
20. Mehr über Cuvier findet sich in anderen Kapiteln. Siehe auch Coleman (1964), Winsor (1976b, S. 7–27) und insbesondere Cain (1959a, S. 186–204). Die Mehrheit von Cuviers neuen Klassen von Wirbellosen war Linnaeus bereits als Ordnungen in seiner Klasse Vermes bekannt gewesen. Durch seine Seziertätigkeit erkannte Cuvier, wie grundlegend verschieden sie voneinander waren.
21. Eine ausführlichere Behandlung der *scala naturae* wird in anderen Kapiteln gegeben. Siehe auch Lovejoy (1936) und Ritterbush (1964, S. 122–141).
22. Abraham Trembley (1700–1784) ist zwar am besten durch seine Arbeiten über Regeneration bekannt, doch trug er mit einer Reihe von Untersuchungen in den Jahren von 1741–1746 viel zu unserem Verständnis der Süßwasserwirbellosen bei. Er erkannte als erster den Tiercharakter der Zoo-phyten, und zwar anhand seiner Studien an Hydra und an dem Moostierchen *Lophopus*. Schließlich trug er Wichtiges zu unserer Kenntnis der Ciliaten und Rädertierchen bei (Baker, 1952, S. 102–129).

23. Als ausgezeichnete Erörterung des Fünfersystems und anderer numerischer Systeme bei der Klassifikation der Vögel sei Stresemann (1975, S. 170–191) empfohlen; zum Quinarianismus in der Wirbeltierzooologie, siehe auch Winsor (1976b).

24. Zu de Candolle, siehe Nordenskiöld (1928, S. 436–438), Cassirer (1950, S. 135–136), Cain (1959 a, S. 7–12) und Mägdefrau (1973, S. 64–66).

25. Der Terminus „Taxon“ wurde zum ersten Mal von Meyer-Abich (1926, S. 126–137) vorgeschlagen und von dem holländischen Botaniker Lam gegen Ende der vierziger Jahre unseres Jahrhunderts übernommen. Nachdem der Ausdruck im Jahre 1950 offiziell von dem International Botanical Congress übernommen und zum Titel einer neuen Zeitschrift (*Taxon*) gemacht wurde, die der Systematik (hauptsächlich der Pflanzensystematik) gewidmet ist, wurde er in den fünfziger Jahren allgemein geläufig. Auf Tiere wird er in Simpsons *Classification of Mammals* (1945, aber früher geschrieben) noch nicht angewandt, wohl aber in Mayr, Linsley und Usinger (1953). Allerdings wird in der gegenwärtigen Literatur immer noch gelegentlich der Ausdruck „Kategorie“ benutzt, wo Taxon richtig wäre.

5 Gruppieren nach gemeinsamer Abstammung

1. Zu Literatur über die Taxonomie Darwins, siehe Simpson (1959; 1961), Cain (1959 a, S. 207–216), Ghiselin (1969, S. 78–88).

2. Außer in seiner Monographie der Rankenfüßer und in der *Entstehung der Arten* hat Darwin seine Ansichten über die Klassifikation in mehreren anderen Werken dargelegt (Ghiselin, 1969), insbesondere in *The Descent of Man* (1875, 2. Aufl., S. 146–165) und in seinem Buch über Orchideen *The Various Contrivances by Which Orchids Are Fertilized by Insects* (1862).

3. Alfred Kühn (1950) ist eine hervorragende Geschichte der phylogenetischen Forschung von Haeckel bis zum Ende des Jahrhunderts. Dargestellt werden insbesondere die Versuche F. Müllers, Dohrns, Claus' und Hatscheks, die Stammesgeschichte der Arthropoden zu klären, die Stellung der Pycnogonida und von *Limulus* sowie die Verwandtschaft zwischen Krustentieren, Spinnenartigen und Insekten zu bestimmen. Die zahlreichen Spekulationen jener Zeit über die Ableitung der Chordatiere und die Evolution der Wirbeltierklassen werden in kompetenter Weise beschrieben und kritisiert. Das Buch enthält darüber hinaus eine ausgezeichnete Bibliographie.

4. Ein gewisser Einblick in diese Kontroversen läßt sich durch das Studium folgender Arbeiten und der von den folgenden Autoren zitierten Literatur gewinnen: Dougherty (1963), Clark (1964), Ulrich (1972), Siewing (1976), Salvini-Plawen und Splechna (1979).

5. Die Behauptungen der numerischen Phänetiker wurden in zahlreichen Schriften widerlegt. Die folgende Literatur (sowie die darin enthaltenen Bibliographien) gibt einen guten Überblick über die wichtigeren Einwände, die von den Kritikern vorgebracht wurden: Simpson (1964 a), Mayr (1965 a; 1969, S. 203–232; 1981 b), Hull (1970), Johnson (1968).

6. Autapomorphe Merkmale sind abgeleitete (apomorphe) Merkmale, die sich nur in einer von zwei Schwestergruppen entwickelt haben, wohingegen es sich bei synapomorphen Merkmalen um abgeleitete Merkmale handelt, die beiden Schwestergruppen gemeinsam sind.

7. Einige neuere kritische Abhandlungen über den Kladismus sind Ashlock (1974), Mayr (1976, S. 433–476), Michener (1977), Szalay (1977), Hull (1979).

8. Zur evolutionären Taxonomie, siehe Simpson (1945; 1975, S. 3–19), Bock (1973; 1977), Michener (1977), Ashlock (1979), Mayr (1981 b).

9. Ich erwähne nur einige ältere Veröffentlichungen. Heute erscheinen Jahr für Jahr neue Überblicks-, Symposiumsbände und Lehrbücher. Sie sind bei weitem zu zahlreich und darüber hinaus in ständigem Wechsel begriffen, um hier angeführt zu werden.

10. Ein paar Titel (und die darin enthaltenen Bibliographien) ermöglichen vielleicht den Zugang zu der umfangreichen Literatur über die Erkenntnistheorie der Klassifikation: Beckner (1959), Hull (1965), Bock (1977), Hull (1978b). Darüber hinaus ist ein großer Teil der unter 5. und 7. zitierten Werke sowie die philosophische Standard-Literatur von Mill und Jevons, über Gasking und Hempel bis hin zu Popper eine brauchbare Hilfe.

11. Die Klassifikation der meisten Organismen ist heute soweit ausgereift, daß eine größere Reorganisation selten erforderlich ist. Bei den Turbellarien-Stämmen erwies sich im zweiten Drittel unseres Jahrhunderts eine völlige Neugruppierung als notwendig; man erkannte nämlich, daß die Verzweigung des Intestinaltrakts ein rein adaptives Merkmal war, und man legte stattdessen die Struktur des Reproduktionssystems und den Pharynx als wichtigstes Schlüsselmerkmal zugrunde. Es war jedoch möglich, große Teile der alten Klassifikation in die neue zu übernehmen. Die Klassifikation der Prokaryonten (Fox et al., 1980) ist ein weiterer Fall, wo die Verwendung eines neuen Merkmals (ribosomale RNA), zumindest bei bestimmten Gruppen, zu einer grundlegend anderen Klassifikation geführt hat.

6 Mikrotaxonomie, die Wissenschaft der Arten

1. Die Zahl der Artdefinitionen in der biologischen Literatur, in denen unterschiedliche Artkonzepte zum Ausdruck kommen, ist unbegrenzt. Ein historischer Überblick über diese Definitionen findet sich in Mayr (1957). Dort ist auch eine umfangreiche Bibliographie angegeben, wobei gleichzeitig auf frühere Zusammenfassungen verwiesen wird, etwa die von Bachmann (1905), Besnard (1864), Du Rietz (1930), Plate (1914), Spring (1838) und Uhlmann (1923). Ausführlich abgehandelt wird das Artproblem bei Mayr (1963, S. 12–30, 334–359, 400–423); Simpson (1961, S. 147–180); Poulton (1908; S. 46–94).

Zu weiteren Überlegungen über das Verhältnis von Arttaxon zu Artkategorie siehe Mayr (1969, S. 23–53, 181–197).

Zu weiteren neueren Arbeiten über das Artproblem, siehe Dobzhansky (1935); Camp und Gilly (1943); Hull (1965); Beaudry (1960); Heslop-Harrison (1963); Vent (1974); Wiley (1978); Slobodchikoff (1976).

2. „Phänon“ (Pl. Phäna) ist eine praktische Bezeichnung für die verschiedenen Formen oder Phänotypen, die man in einer einzelnen Population vorfinden kann – die „Varietäten“ eines großen Teils der älteren Literatur. Dies schließt die Geschlechter ein (bei sexuellem Dimorphismus), die Altersstufen, saisonale Varianten und individuelle Varianten (Morphen usw.). Eine ausführlichere Behandlung der Phäna ist in Mayr (1969, S. 5, 144–162) enthalten.

3. Der Terminus „Taxon“ wurde zuerst von Meyer-Abich (1926) vorgeschlagen, in den vierziger Jahren von einigen Botanikern übernommen, 1950 in die Internationalen Regeln für die Botanik aufgenommen und 1953 von Mayr, Linsley und Usinger in der Zoologie verwendet. Für eine weitere Erörterung wird auf Kapitel 5 verwiesen.

4. Zu der früheren Geschichte des Artbegriffs siehe Balme (1962), Crombie (1961, S. 150–151), Zirkle (1959), Mayr (1968), Sloan (1978).

5. 1798 definierte Cuvier die Art folgendermaßen (*Tabl. élém.*, S. 11): „Die Gesamtheit (collection) aller organisierten Körper, die voneinander oder von gemeinsamen Eltern abstammen, und alle, die ihnen ebenso ähnlich sehen wie sie einander ähneln, bezeichnet man als Art“. Das scholastische Erbe in seiner Denkweise kommt in dem Zusatz zum Ausdruck: „Organisierte Körper, die ... sich von einer Art nur durch akzidentielle Ursachen zu unterscheiden scheinen ... gelten als Varietäten dieser Art.“

6. Zu dem Artkonzept von Linnaeus und den Veränderungen, die dieser Begriff während Linnaeus' Lebzeiten durchlief, siehe Ramsbottom (1938), Cain (1958), Larson (1971, S. 99–111) und Stafleu (1971, S. 134). Weitere Autoren, die sich laut Stafleus Bibliographie mit Linnaeus' Artbegriff auseinandergesetzt haben, waren Greene (1912), Daudin (1926), Svenson (1945; 1953), Zimmermann (1953), Bremekamp (1953 c) und von Hofsten (1958).

7. Außer Kölreuter gab es zahlreiche andere Arthybridenzüchter (z. B. Gärtner und Naudin), die der Überzeugung waren, sie könnten „durch das Experiment“ die wahre Natur der Art entdecken, d. h. durch das Kreuzen von Arten. Darwin hatte großes Interesse an diesem Gegenstand. Das Ziel, das diese Hybridenzüchter sich gesetzt hatten, war nicht die Entdeckung der Vererbungsgesetze, wie einige Autoren, die sich mit der Geschichte der Genetik befaßten, irrtümlich angenommen haben.

8. Zu Buffons Artkonzept siehe Lovejoy (1959b, S. 84–113), Roger (1963, S. 567–577), Stafleu (1971, S. 302–310), Farber (1972), Sloan (1978, S. 531–539) und Larson (1979).
9. Zu Lamarcks späterer Artauffassung, siehe *Nouv. Dict., nouv. éd.*, X (1817), S. 441–451, und Szyfman (1977).
10. Die Veröffentlichungen von Davis und Heywood (1963), Raven (1977) und Cronquist (1978) sowie die von diesen Autoren zitierten Arbeiten spiegeln die Schwierigkeiten wider, die die Botaniker mit dem biologischen Artbegriff zu haben scheinen.
11. Eine vollständigere Darstellung von Darwins Ansichten über die Art aufgrund seiner Notizbücher findet sich in Kottler (1978, S. 278–280) und Sulloway (1979). Darwins Notizbücher über die Transmutation der Arten (NBT) sind mit den Buchstaben B, C, D und E bezeichnet (Darwin, 1960; 1967).
12. Er übernahm den biologischen Artbegriff schließlich im Jahre 1975.
13. Die allmähliche Klärung des biologischen Artbegriffs kommt in der Reihe von Mayrs Arbeiten über diesen Gegenstand recht gut zum Ausdruck: Mayr, 1940; 1942; 1946; 1948; 1955; 1957; 1963; 1969; einige davon wurden in Mayr, 1976 nachgedruckt.
14. Eine Diskussion der Isolationsmechanismen findet sich in Mayr (1963), Kapitel 5 und 6; Blair (1961) und mehreren kürzlich veröffentlichten Übersichtsartikeln.
15. Darwin sagt über Artgrenzen: „Die Verbreitung der Bewohner einer Gegend [hängt] keineswegs ausschließlich vom unsichtbaren Wechsel physikalischer Bedingungen ab, sondern [ist] größtenteils eine Folge des Fehlens anderer Arten . . . , von denen sie leben, von denen sie vernichtet werden oder mit denen sie in Wettbewerb treten. Und da diese Arten bereits gut umschrieben sind . . . , so muß das Verbreitungsgebiet jeder Art, das doch von dem der andern abhängt, scharf umgrenzt sein“ (*Origin*, S. 175; zit. nach der dt. Ausg., S. 233).
16. Pioniere in der Pflanzentaxonomie waren Kerner (1869), Wettstein (1898), Cajander (1921). Siehe auch Langlet (1971).
17. Die glänzendste Arbeit in der Biosystematik hat vermutlich die Gruppe Clausen, Keck und Hiesey von der Carnegie Institution geleistet (Clausen, 1951). Siehe auch Stebbins (1950) und Grant (1971).
18. Die Unterscheidung zwischen Zwillingsarten ist in der angewandten Biologie von großer Bedeutung. Ein klassisches Beispiel dafür ist der Komplex der Malaria­mücke *Anopheles maculipennis*; ein anderes die Entdeckung einer Zwilling­art (*M. subarvalis*), die bis in die sechziger Jahre dieses Jahrhunderts mit der von Westeuropa bis an die sibirische Pazifikküste wegen ihrer gewaltigen Populationsexplosionen berüchtigten Feldmaus *Microtus arvalis* verwechselt wurde; ein weiteres die viel erforschte Polychäte *Capitella capitata*, ein ausgezeichnet­er Indikator der Meerwasserverschmutzung, die, wie vor kurzem anhand von Enzymanalysen nachgewiesen wurde, aus sechs Zwilling­arten besteht (Grassle, 1976).
19. Die gleiche Feststellung hat Wagner mit sehr viel Nachdruck auf einem Biosystematik-Symposium gemacht (1970).
20. Ein Teil dieser Literatur wird von Richardson (1968) besprochen. Diese Übersicht ist jedoch recht lückenhaft, was die deutsche Literatur betrifft (Pallas, Esper, Gloger, frühe Schriften von Moritz Wagner und die rein taxonomische Literatur). Stresemann (1975) füllt viele dieser Lücken, er hat darüber hinaus ein überlegenes Verständnis der damit zusammenhängenden Problematik. Siehe auch Mayr (1963, S. 334–339).
21. Zu weiteren Einzelheiten über die Geschichte des Begriffs der Unterart siehe Mayr (1963, S. 346–351) und Stresemann (1975). Die Fülle der heute jedoch überholten Terminologie der infraspezifischen Varianten wird behandelt in Plate (1914, S. 124–143) und Rensch (1929).
22. Wiley (1978) machte den Versuch, die Kriterien der biologischen Artdefinition mit denen der evolutionären Art zu kombinieren, doch bezieht sich seine Definition sowohl auf die Taxa als auch auf kategorischen Rang und enthält darüber hinaus noch einige der Schwächen des evolutionären Artkonzepts.

Teil II: Evolution

1. Es gibt zahlreiche Geschichtswerke über die Wissenschaft der Evolution in englisch, französisch, deutsch, russisch und anderen Sprachen. Einige frühere Werke sind zu unkritisch, um noch brauchbar zu sein, etwa Osborn (1894) oder Perrier (1896). Die beste Einführung in das Erwachen des Evolutionsgedankens ist Toulmin und Goodfield (1965), das beste Quellenwerk, obgleich es sich vor allem auf die Phylogenie konzentriert, Zimmermann (1953). Informativ und sehr gut lesbar ist Greene (1959). Siehe auch Ostoya (1951).

7 Entstehungsgeschichten ohne Evolution

1. Siehe Reiser (1958, S. 38–47), Hull (1965), Mayr (1959 a), Popper (1945).

2. Zur Literatur über Aristoteles, siehe Kapitel 3 und 4. Siehe auch Balme (1970).

3. Der Nominalismus wurde von Roscellinus und Abelard begründet, von Duns Scotus und Roger Bacon weiter entwickelt und erreichte seinen Höhepunkt bei Occam. Er beeinflusste deutlich die induktive Philosophie in England (z. B. die Lockes).

4. Descartes war etwas ambivalent und sagte bei anderer Gelegenheit, man könne auch annehmen, Gott hätte sich damit zufrieden geben können, lediglich die Naturgesetze zu schaffen, und das hätte zur Entwicklung der Welt, wie wir sie heute kennen, geführt. Zu Descartes Einstellung zur Evolution, siehe Zimmermann (1953, S. 161–166).

5. Der Begriff der Heterogonie – der Umwandlung einer Art in eine andere – wurde vor allem von Theophrast (*Historia Plantarum*, Buch 2) verbreitet. Vergil beschreibt in *Georgica* die Mutation von Weizen und Gerste zu Blindhafer. Die Geschichte des Begriffs wird von Zirkle (1959) gut abgehandelt. Siehe auch Kapitel 6.

6. Die Bücher von Gillispie (1951), Schnee (1969) und Rudwick (1972) geben eine hervorragende Einführung in die frühe Geschichte der Geologie und ihrer Literatur. Siehe auch Albritton (1980), Blei (1981) und Greene (1983).

7. Werner war offenbar der erste, der Sedimentgesteinschichten aufstellte. Da er im wesentlichen Mineraloge war, versuchte er (ohne Erfolg), das Alter der Schichten anhand mineralogischer Kriterien zu bestimmen. Leider unterliefen ihm einige schwerwiegende Fehler, zum Beispiel zählte er den Granit und anderes Eruptivgestein zu den Sedimentgesteinen; nichtsdestoweniger wird seine Rolle als Pionier in der Geologie heute immer mehr anerkannt.

8. Blumenbach (1790, S. 18) machte sich mit folgenden Worten über die lustig, die die gesamte lebende Fauna von den Tieren in der Arche Noahs ableiten wollten: „So bleibt mir z. B. die Wallfahrt, die dann das Faultier (das bekanntlich eine volle Stunde braucht, um nur 6 Fuß weit zu kriechen) vom Ararat nach Südamerika hätte machen müssen, immer ein wenig unbegreiflich.“

9. Zur Geschichte der Paläontologie konsultiere man Geikie (1897), von Zittel (1899), Zimmermann (1953, S. 187–195), Hölder (1960), Scherz (1971), Rudwick (1972) und Blei (1981).

10. Siehe Cuvier (1812), Coleman (1964), Rudwick (1972). Siehe auch Hofsten (1936).

11. Zu van Leeuwenhoek, siehe Kapitel 4.

12. Für einen breitangelegten, allgemeinen Überblick, siehe Bowler (1974 b). Zu allgemeinen Werken über die Aufklärung wird auf Cassirer (1951), Hazard (1957), Gay (1966) und Hampson (1968) verwiesen.

13. Siehe auch Nisbet (1979), Bury (1920), Leibniz (etwa 1712).

14. Zu Bonnet, siehe Lovejoy (1936, S. 283–286), Zimmermann (1953, S. 210–219), Savioz (1948).

15. Zu Maupertuis, siehe Brunet (1929), Glass (1959 b), Roger (1963), Jacob (1970).

16. Zu Buffon, siehe Wilkie (1959), Lovejoy (1959 b), Roger (1962; 1963), Piveteau (1954), Hanks (1966), Bowler (1973) und Farber (1975).

17. Zu anderen Aspekten von Buffons Denken siehe auch Kapitel 4 und 6.

18. Sein Satz, „les animaux ne sont à beaucoup d'égards que des productions de la terre“ („Tiere sind in den meisten Beziehungen nicht mehr als Erzeugnisse der Erde“), beseitigte weitgehend das historische Moment aus der Zoogeographie. Doch diese Ansicht wurde von Alexander von Humboldt, anderen zeitgenössischen Biogeographen und Herder übernommen. Daher war Darwin so überrascht, als er entdeckte, daß die Faunen der tropischen und gemäßigten Zonen Südamerikas einander ähnlicher waren als den Faunen der entsprechenden Zonen Südamerikas und Afrikas.

19. Siehe Diderot (1749; 1769 [1966]), Vartanian (1953), Mayer (1959) und Crocker (1959).

20. Als erste Einführung in die Reimarus-Literatur, insbesondere seinen Deismus, ist Reimarus (1973) nützlich. Auch Stresemann (1975).

21. Siehe Berlin (1974), Toulmin und Goodfield (1965, S. 135–140), Zimmermann (1953, S. 238–245), Lovejoy (1959c, S. 207–221), Cassirer (1950, S. 217–225).

22. Siehe King-Hele (1963), Ritterbush (1964, S. 159–175), Harrison (1972, S. 247–264).

23. Zimmermann (1953, S. 195–210) weist sehr richtig darauf hin, wie vertraut Linnaeus mit vielen Fakten war, die Darwin später als Beweis für die Evolution benutzte. Dazu gehört auch das Auftreten einer auffälligen Mutation (wie *Peloria*), die in den nachfolgenden Generationen unverändert bleibt und doch mit der Eltern„art“ (*Linaria*) kreuzbar ist. Er kannte die reiche Fossilienfauna einiger Teile seines Landes, war aber nicht imstande, sie in evolutionärem Sinne zu interpretieren. Obgleich er sich völlig der Unterschiedlichkeit der Faunen und Floren der verschiedenen Kontinente bewußt war, hinderte ihn die wörtliche Auslegung der Benennung aller Geschöpfe Gottes durch Adam und das Ausladen der Arche Noahs an einem einzigen Ort daran, die Art von Schlüssen zu ziehen, wie sie Darwin später zog. Doch er gestand zu, daß die lokalen Floren in Nordamerika, Afrika und anderen Teilen der Welt so viele ähnliche Arten enthalten, „daß ihr ursprüngliches Entstehen aus einer einzigen Art möglich scheint“ (siehe insbesondere sein *Fundamentum Fructificationis*, 1762; auch *Amoenitates Academicæ* 6, S. 279–304). Linnés Behandlung der Systematik des Menschen und der Menschenaffen eignete sich glänzend für eine evolutionäre Interpretation. Schließlich finden sich in seinen Schriften verstreut Anzeichen dafür, daß er von seiner früheren Ansicht abgegangen war und das hohe Alter der Welt akzeptierte (Nathorst, 1908). Siehe auch Hofsten (1958).

8 Evolution vor Darwin

1. Eine reiche Literatur über Lamarck wird von Burkhardt (1977) sachverständig aufgeführt und erörtert; es ist die weitaus beste und umfassendste moderne Darstellung Lamarcks. Einige zusätzliche Aspekte von Lamarcks Denken finden sich auch in Hodge (1971a; beste Schilderung der philosophischen Grundlagen von Lamarcks Denkweise, obgleich der Einfluß seiner zoologischen Forschungen auf seine Vorstellungswelt nicht hoch genug bewertet wird) und Mayr (1972a). Drei ältere Darstellungen sind immer noch von Interesse: Packard (1901), Landrieu (1909) und Daudin (1926). Siehe auch Schiller (1971), Kühner (1913), Tschulok (1937). Komplette Bibliographien von Lamarcks Veröffentlichungen sind in Landrieu (1909) und Burkhardt (1977) enthalten. Zwei seiner Werke liegen in englischer Übersetzung vor, *The Zoological Philosophy* (1914) (auf die sich alle Seitenzahlen beziehen) und *Hydrogeology* (1964). Eine Bibliographie der deutschen Lamarck-Literatur ist in Zirnstein (1979) enthalten; auch in Kohlbrugge (1914).

2. Schiller (1971, S. 87–103) bestreitet, daß Lamarcks „séries des corps organisés“ irgendetwas mit der *scala naturae* zu tun habe, doch überzeugt er mich mit seinen Argumenten nicht. Ich gebe gern zu, daß die Entdeckung (durch die vergleichende Anatomie) deutlich verschiedener anatomischer Typen, von denen jeder mit einer einzigartigen Organisation und Konstellation der Organe ausgestattet ist, die kontinuierliche Stufenleiter in eine mehr oder weniger diskontinuierliche verkehrt hatte, wie Daubenton mit Nachdruck betonte (Burkhardt, 1977, S. 124). Doch Lamarck versäumt es niemals, die Kontinuität (wie zerbrechlich auch immer sie sein mochte) der Typen („masses“) von Lebewesen hervorzuheben.

3. Siehe auch Kapitel 4. Die Mehrheit der früheren Geschichten der Evolution bestand aus Berichten über Darwins vermeintliche Vorläufer. Beispiele dieser Literatur sind Osborn (1894), Perrier

(1896) und Glass et al. (1959), s. auch Kohlbrugge (1915). Von besonderem Interesse (wenn auch recht unvollständig, soweit nicht-britische Autoren betroffen sind) ist Darwins eigener „geschichtlicher Überblick“, der ab der dritten Auflage (1861) in *Origin of Species* enthalten ist.

4. I. Geoffroy Saint-Hilaire (1847), Russell (1916), Schuster (1930), Cahn (1962), Bourdier (1969), Rudwick (1972).

5. Cuvier (1812; 1813), Russell (1916), Daudin (1926), Coleman (1964). Bourdier (1969), Rudwick (1972, S. 101–163). Meine eigene Darstellung stützt sich stark auf die von Coleman.

6. Dies störte Lamarck nicht im geringsten. Da er in seiner *Hydrogéologie* das Alter der Kontinente mit vielen Millionen Jahren angenommen hatte, waren 3000 Jahre für ihn eine Zeitspanne, die man ohne weiteres vernachlässigen konnte und die für das Problem der Konstanz der Arten völlig irrelevant war, vor allem angesichts der gleichbleibenden Bedingungen im Niltal.

7. Vielleicht habe ich den Unterschied zwischen der Theologie des durchschnittlichen Physikers und der des durchschnittlichen Naturbeobachters übertrieben. Tatsächlich gab es eine ganze Reihe von Physikern, die man ebenfalls am ehesten als „Naturtheologen“ bezeichnen kann, und von denen einige (unter ihnen Newton) sogar so weit gingen, daß sie die These aufstellten, Gott griffe immer, wenn er mit dem Funktionieren seiner Gesetze nicht zufrieden sei, unmittelbar in den Lauf der Welt ein. Dennoch kann nicht bezweifelt werden, daß ein grundlegender Unterschied zwischen der Haltung der Physiker und der der Naturbeobachter bestand.

8. Die Literatur über die Naturtheologie ist umfangreich. Siehe beispielsweise Gillispie (1951), Hooykaas (1959), McPherson (1972).

9. Daß Huxleys These nicht stichhaltig war, wurde zuerst von Hooykaas (1959 und früher) dargelegt und von Cannon (1960) und praktisch allen Autoren, die sich in der Folgezeit mit dem Gegenstand befaßten, bestätigt (einschließlich Rudwick, Bartholomew und Ospovat).

10. Außer Hooykaas (1959), Rudwick (1972), Wilson (1972) und Bowler (1976) siehe auch Cannon (1961), Simpson (1970) und Rudwick (1971). Diese Werke enthalten Hinweise auf zahlreiche andere Veröffentlichungen über den Gegenstand.

11. Zu Lyells Schöpfungsglauben, siehe K. Lyell (1881), Lovejoy (1959 a, S. 356–414), Cannon (1961), Wilson (1970), Mayr (1972, S. 981–989), Bartholomew (1973), Ruse (1975), Ospovat (1977).

12. Millhauser (1959), Lovejoy (1959 a), Hodge (1972), Gillispie (1951), Ruse (1979 a, S. 98–116).

13. Eine Erörterung dieser Frage findet sich in Hofstadter (1959), Medawar (1969, S. 45–67), Freeman (1974), Nichols (1974).

14. Zusammengefaßt in Weismann (1893; 1895) und Freeman (1974).

15. Zu von Baers Evolutionismus, siehe auch Holmes (1947), Oppenheimer (1959, S. 292–322) und Raikov (1968).

16. Potonié (1890), Kohlbrugge (1915), Uhlmann (1923), Schindewolf (1941), Temkin (1959, S. 323–355). In einem Brief an Cuvier vom 9. März 1801 drückt Kiellmeyer seine Überzeugung aus, daß viele rezente Arten veränderte Nachkommen von versteinerten Arten sind (Kohlbrugge, 1912, S. 291–295). In der zweiten Auflage seines Werkes *Die Pflanze*, die 1850 erschien, akzeptierte Schleiden die Evolution; das gleiche gilt für H. P. D. Reichenbach im Jahre 1854.

9 Charles Darwin

1. Mit Ausnahme vielleicht von Freud ist über keinen anderen Wissenschaftler so viel geschrieben worden bzw. wird noch geschrieben wie über Charles Darwin. Jahr für Jahr erscheinen scharenweise neue Aufsätze und Bücher. Zwei Bibliographien sind vor kurzem erschienen: Loewenberg (1965) und Greene (1975). Eine zuverlässige Einführung in die Darwinliteratur ist Ruse (1979 a), eins der besten Bücher der letzten Zeit. Es ist die erste umfassende Behandlung Darwins, die bereits die enorme Menge des handschriftlichen Materials (in der Cambridge University Library) mitverarbeitet, das seit 1959 verfügbar ist. Ebenfalls gut fundiert ist das in gewisser Weise stärker spezialisierte Werk von Gruber (1974) *Darwin on Man*. Die älteren Abhandlungen von Irvine (1955) und Eiseley (1958) sind überholt, und einige andere, insbesondere die von Himmelfarb (1959; siehe Rezension

von Anthony West in *The New Yorker* vom 10. Oktober 1959, S. 176–189, auch *Scientific American*, 1959) sind zu einseitig, um brauchbar zu sein.

Das zuvor unveröffentlichte Manuskript von Darwins Artenbuch wurde, dank der unermüdlichen Bemühungen von R. C. Stauffer endlich 1975 unter dem Titel *Natural Selection* veröffentlicht. Ebenfalls auf dem Markt ist eine neu erschienene ungekürzte Version von Darwins Autobiographie (Darwin, 1958). Die erste Auflage von *Origin of Species* ist jetzt in einer erschwinglichen Faksimile-Ausgabe verfügbar (Darwin, 1964). Darwins *Notebooks on Transmutation* wurden von de Beer (1960–67) herausgebracht, der auch eine lesbare Darwin-Biographie (1963) schrieb. Abschriften anderer Notizbücher wurden von Barrett (1974) und Herbert (1980) veröffentlicht. Die besten Erörterungen von Darwins Methode stammen aus der Feder von Ghiselin (1969), Gruber (1974), Ruse (1979 und früher) und Hodge (1983). Einen Einblick in das geistige Klima im Jahre 1859 gewinnt man am besten aus dem Studium der kritischen Rezensionen von *Origin of Species* (Hull, 1973).

2. Darwins eigener Bericht (1839; 2. Aufl. 1845) über seine Beobachtungen während der Reise mit der *Beagle* gehört zu den köstlichsten und aufregendsten Reisebüchern, die es gibt. Jede Beobachtung, die er macht, regt ihn dazu an, aufrüttelnde Fragen zu stellen. Sogar heute noch ist *Journal of Researches* eine faszinierende Lektüre. Siehe auch Darwin (1958, S. 71–82), Moorhead (1969), Keynes (1979).

3. Zu Darwins Entwicklung als Naturforscher und den hohen Grad seines beruflichen Könnens bei seiner Rückkehr von der Reise mit der *Beagle*, siehe Herbert (1974–77).

4. Francis Darwin (1887), normalerweise zitiert als L. L. D.; Darwin und Seward (1903), gewöhnlich zitiert als M. L. D. Eine Ausgabe der vollständigen Darwin-Korrespondenz, die zehn Bände umfassen soll, ist gegenwärtig in Vorbereitung (Smith, Burkhardt und Kohn, Hrsg.).

5. Hinsichtlich der religiösen Überzeugungen Darwins ist seine Autobiographie unsere unmittelbare Quelle (S. 85–95), doch ist sie in dieser Frage ebenso unzuverlässig wie in vielen anderen Beziehungen. Darwin schrieb sie als Lektüre für seine Familie, einschließlich seiner tief religiösen Ehefrau Emma. Es überrascht daher nicht, daß er sich sehr behutsam ausdrückte, als er den Verlust seines Glaubens beschrieb. Die Feststellung, er sei noch Theist gewesen, als er *The Origin of Species* schrieb, ist etwas fraglich. Die beste moderne Darstellung von Darwins religiösen Ansichten ist die von Gillespie (1979), obgleich ich persönlich Darwins Wahl der Ausdrucksweise in stärkerem Maße seiner Vorsicht und Rücksichtnahme auf Freunde und Verwandte zuschreiben würde, als Gillespie dies tut. Siehe auch Gruber (1974) und Ospovat (1980).

6. Zu Lyells Ansichten über Arten, Artbildung und Evolution, soweit sie einen Einfluß auf die Entwicklung von Darwins Denkweise hatten, siehe Lyell (1881, I, S. 467–469), Cannon (1961), Coleman (1962), Rudwick (1970), Mayr (1972b), Bartholomew (1973), Wilson (1972), Bowler (1976), Ospovat (1977), Hodge (1983).

Englische Historiker neigen dazu, Lyell das Verdienst zuzuschreiben, ökologische Kausalfaktoren in die Erörterung der Evolution eingeführt zu haben. Soweit es die britische Literatur betrifft, mag dies richtig sein. Doch spielten ökologische Fragen bereits eine große Rolle nicht nur in den Schriften von Buffon und Linnaeus, sondern auch in denen vieler anderer Autoren auf dem europäischen Kontinent wie Pallas, Blumenbach, den Forsters, E. A. W. Zimmermann, Willdenow, von Humboldt, de Candolle, von Buch usw. Eine vergleichende Untersuchung ihrer Schriften ist erforderlich; ein ausgezeichnete Anfang ist bereits von Hofsten (1916) gemacht worden, soweit es das Problem der Diskontinuität betrifft.

7. Eine Analyse der Umschwünge in Darwins Denkweise findet sich in Gruber (1974), Herbert (1974), Kohn (1981), Sulloway (1983) und Hodge (1983).

8. Meine Darstellung von Darwin und den Galapagosinseln stützt sich zu einem großen Teil auf F. Sulloways Originalforschungen, die in einem unveröffentlichten Manuskript (1970) „Geographic isolation in Darwin's thinking: a developmental study of the growth of an idea“ enthalten ist; auch Sulloway (1979); und Sulloway (Ms.), „Darwin's Genius“, das der Entwicklung von Darwins Vorstellungen gewidmet ist, verdankt sie vieles.

9. Eine Analyse von Darwins Ansichten über Speziation findet sich in Mayr (1959b), Herbert (1974), Kottler (1978) und insbesondere Sulloway (1979), wo die Veränderungen in Darwins Denken gut dokumentiert sind. Zu Darwins Schwierigkeiten mit der Rolle der Isolation bei der Artbildung, siehe weitere Erörterung in Vorzimmer (1970, S. 159–185).

10. Darwin verfaßte drei frühe Entwürfe seiner Ansichten. Die Datierung des vermutlich ersten dieser drei Entwürfe ist ungewiß, möglicherweise 1839 (Vorzimmer, 1975), vielleicht später. Im Juni 1842 verfaßte er eine Skizze von 35 handgeschriebenen Seiten und im Sommer 1844 einen Aufsatz von 189 Seiten (abgeschrieben auf 231 Seiten). Skizze und Aufsatz wurden von F. Darwin 1909 veröffentlicht und von de Beer wieder neu herausgebracht (Darwin und Wallace, 1958).

11. Ausführliche Listen von Wallaces Veröffentlichungen finden sich bei Marchant (1916) und McKinney (1972). Das letztere Werk enthält eine ausgezeichnete Darstellung von Wallaces Denkweise und eine historische Rekonstruktion der Schritte, über die er zu seinen Ideen kam.

12. Wallace verwandte jeden Pfennig darauf, sich seine eigene Bibliothek aufzubauen und las alle verfügbaren Bücher in der öffentlichen Bücherei. Er erinnert einen an Harry Truman, der behauptete, im Alter von 13 Jahren habe er bereits alle 3000 Bände in den lokalen Bibliotheken gelesen gehabt.

10 Darwins Beweismaterial für Evolution und gemeinsame Abstammung

1. Die Geschichte der Geologie und Paläontologie in bezug auf die Evolution ist in mehreren kürzlich erschienenen Büchern hervorragend abgehandelt worden, z. B. Rudwick (1972) und Bowler (1976). Da meine eigene Darstellung dieser erregenden Epoche leider kurz ist, verweise ich auf diese ausgezeichneten Bände, siehe jedoch auch Gillispie (1951), Schneer (1969) sowie die in Kapitel 7 No. 9 angeführte Literatur. Zur Bekehrung von Pictet zum Evolutionismus siehe Hull (1973).

2. In *The Origin of Species* erklärte Darwin zahlreiche Phänomene, die mit der Theorie der gemeinsamen Abstammung in Einklang stehen, jedoch unter der Annahme spezieller Schöpfungsakte unerklärbar waren oder einen launenhaften Schöpfer voraussetzen schienen; siehe beispielsweise S. 4, 55, 59, 95, 129, 133, 139, 152, 155, 159, 167, 188, 194, 203, 352, 355, 372, 390, 394, 396, 398, 406, 411–458, 469, 473, 478, 482, 488. Siehe auch Gillespie (1979).

3. Eine ausführlichere Darstellung von Darwins Klassifikationstheorie findet sich in Kapitel 4.

4. Die glänzende Studie von M. Winsor (1976) wirft viel Licht auf die entscheidende Zeitspanne von 1800 bis in die Mitte des 19. Jahrhunderts, man sollte jedoch auch die Arbeiten von weit mehr französischen, deutschen und britischen Taxonomen mit einbeziehen, insbesondere Entomologen und Wirbeltierzooologen.

5. Es gibt eine großartige Geschichte der frühen Biogeographie von Hofsten (1916). Sie befaßt sich insbesondere mit der Epoche vor Darwin und mit der Erklärung disjunkter Verbreitungsgebiete.

6. Zur Entwicklung von de Candolles Denkweise, siehe Asa Gray (1863) und Hofsten (1916).

7. Zu Darwins Biogeographie, siehe die Abhandlungen insbesondere in Darlington (1959), Egerton (1968) und Ghiselin (1969).

8. Die post-darwinsche Geschichte der Biogeographie entwickelt Darwins bahnbrechende Ideen weiter und baut in solchem Maße auf ihm auf, daß man sie am besten als direkte Fortsetzung der darwinschen Biogeographie behandelt. In der Tat sind die Vorstellungen der führenden Vertreter der gegenwärtigen Biogeographie denen Darwins bemerkenswert ähnlich (mit Ausnahme natürlich der Tatsache, daß Darwin noch nichts von Plattentektonik wußte). Es gibt eine Reihe moderner Lehrbücher der Biogeographie. Das Standardwerk, allerdings vor der Plattentektoniktheorie erschienen, ist Darlington (1957). Folgende neuere Titel ermöglichen den Zugang zu einer Fülle an biogeographischer Literatur: Schmidt (1955), Elton (1958), de Lattin (1967), Udvardy (1969), Carlquist (1974), Pielou (1979), Müller (1980). Siehe auch unter No. 11, weiter unten.

9. In den dreißiger und vierziger Jahren dieses Jahrhunderts zeigte Mayr in einer Reihe von Analysen die Ungültigkeit früherer Behauptungen auf, denen zufolge die Verbreitung von Vögeln auf dem indisch-australischen Archipel über Festlandbrücken stattgefunden haben sollte. Vielmehr stehen die Verbreitungsmuster völlig im Einklang mit der Hypothese der transozeanischen Ausbrei-

tung. Dies wurde in zwischen 1931 und 1965 erschienenen Aufsätzen dokumentiert, die eine Reihe methodologischer Neuerungen einführen. Verweise auf diese Veröffentlichungen und Nachdrucke der meisten von ihnen finden sich in Mayr (1976). Die zwei für die Methode der Festlandbrücken-Analyse wichtigsten Arbeiten unter ihnen sind Mayr (1941; 1944a). Eine gute Einführung in Simpsons eindrucksvolle Beiträge zur Biogeographie geben zwei seiner zusammenfassenden Publikationen (Simpson, 1965; 1980).

10. In der Zeitspanne von den neunziger Jahren des 19. Jahrhunderts bis in die vierziger Jahre dieses Jahrhunderts stand die Biogeographie völlig unter dem Zeichen der Konstruktion von Festlandbrücken. Dies spiegelt sich in den wichtigsten Büchern der Periode wider: Arldt (1907), Scharff (1907; 1912), Gadow (1913), und unter den Botanikern Skottsberg (1956). Sogar ein sonst so tiefdenkender Autor wie Rensch (1936) akzeptiert ohne Frage die Notwendigkeit, alle Verbreitungsmuster auf den malayischen Inseln im Sinne früherer Festlandbrücken zu erklären.

11. Zu verschiedenen Ansichten über Pflanzenausbreitung, siehe außer Carlquist noch Guppy (1906), Ridley (1930), Gulick (1932), Skottsberg (1956), Gressitt (1956), Baker und Stebbins (1965).

12. Takeuchi, Uyeda und Kanamori (1970), Hallam (1973), Wilson (1976), Uyeda (1978).

13. Croizat (1958; 1964), Croizat, Nelson, Rosen (1974) und Nelson und Rosen (1980).

14. Cody und Diamond (1975), MacArthur und Wilson (1967).

15. Vermutlich gibt es keinen anderen Zweig in der Biologie, für den wir über eine solch hervorragende Geschichte verfügen wie für die Morphologie: Russell (1916) ist bis heute unübertroffen, bemerkenswert für seine erfrischende Analyse der Primärquellen. Siehe auch Cole (1944), Simpson (1959) und Gould (1970). Ebenfalls *Amer. Zool.* 15, S. 294–481. Die Anatomie wird gut abgehandelt in Nordensköld (1928); siehe auch Singer (1926).

16. Es gibt eine enorme, im großen und ganzen recht unkritische Goetheliteratur. Siehe Russell (1916), Troll (1926), Bräuning-Oktavio (1956), Wells (1967), Nisbet (1972), Eyde (1975).

17. Zu den Morphologen des 20. Jahrhunderts, die die idealistische Morphologie verfochten, gehörten Naef (1919; 1931), Meyer (1926), Lubosch (1931), Kälén (1941) und Zangerl (1948), unter den Botanikern Troll.

18. Zu Cuvier über Morphologie, siehe Russell (1916), Daudin (1926) und Coleman (1964).

19. Die beste Behandlung Geoffroys ist immer noch die von Russell (1916, S. 52–78). Eine etwas andere Auslegung, die sich auf unveröffentlichte Quellen stützt, gibt Bourdier (1969). Siehe auch Cahn (1962), Buffetaut (1979).

20. Diese Debatte zwischen Geoffroy und Cuvier wird häufig als ein Streit zwischen einem Evolutionisten und einem Antievolutionisten dargestellt, was irreführend ist (Lubosch, 1918, S. 357; Piveteau, 1950; Coleman, 1964; Bourdier, 1969). Die Frage der Evolution spielte nur am Rande hinein. Es ging einfach um verschiedene Auslegungen der tierischen Struktur und die Auswirkungen der Funktion auf die Struktur. Wenn wir es so ausdrücken wollen, war es in erster Linie eine Debatte über die Methodik der vergleichenden Anatomie und erst an zweiter Stelle über die Philosophie der Natur.

21. Siehe Owen (1848), Russell (1916, S. 102–112), Ruse (1979a, S. 116–127, 133–137, 227–228), MacLeod (1965).

22. Zu Diskussionen darüber, welcher Typ von Beweismaterial brauchbar ist, um die Hypothese der Homologie zu bestätigen oder zu widerlegen, siehe Remane (1952), Simpson (1961) und Bock (1979).

23. Nichts illustriert besser, welche Schwierigkeiten es bereitete, die Morphologie einem bestimmten Gebiet der Biologie zuzuweisen, als der Mangel an Kommunikation zwischen ihren verschiedenen Schulen. Es gab eine phylogenetische Morphologie, zu deren Vertretern etwa Gegenbaur, Haeckel und Huxley (bis hin zu Remane und Romer) gehörten; es gab einen großen Rest der idealistischen Morphologie (Naef, Kälén, Lubosch) und es gab die Vertreter der Evolutionsmorphologie (Böker, D. Davis, Bock, von Wahlert). Darüber hinaus gab es auch einige nationale Schulen, von denen keine so einflussreich war wie die Severtsovs und Schmalhausens in der UdSSR (siehe

Adams, 1980b). Dabei bleiben sogar die verschiedenen Schulen noch unerwähnt, die sich mit unmittelbaren Ursachen befassen, wie His und die Entwicklungsmechaniker von Roux bis zu Harrison und Spemann, oder „idealistische“ Funktionalisten wie D'Arcy Thompson (Davis, 1955).

24. Die grundlegende Literatur auf diesem Gebiet sind zwei Publikationen von D. Davis (1960; 1964); andere Beiträge stammen aus der Feder von Bock (1959), Bock und von Wahlert (1965) und Frazzetta (1975).

25. Ein großer Teil der Geschichte wird in Russell (1916) ausgezeichnet erörtert. Gould (1977) ist die modernste Abhandlung der evolutionären Aspekte der Embryologie. Siehe auch von Baer (1828), de Beer (1940; 1951), Lovejoy (1959a), Oppenheimer (1959), Coleman (1973), Ospovat (1976). Zu Meckel, Serrès, Agassiz, Haeckel und so weiter, siehe Gould (1977).

26. Die faszinierende Geschichte der Entdeckung der Chorda dorsalis in den verschiedenen Gruppen der Chordatiere ist von Artz (1955) gut dargestellt worden.

27. Die meisten älteren und einige neuere Lehrbücher der Evolution haben sich darauf konzentriert, Beweise für die Evolution aufzulisten, beispielsweise Plate (1925) und Moody (1962). Die jüngeren Lehrbücher befassen sich mehr mit Problemen der Kausalität und mit Evolutionsmechanismen. Siehe Futuyma (1979) und Dobzhansky et al. (1977).

11 Die Ursache der Evolution: natürliche Auslese

1. Darwin war ein passionierter Leser, der nicht nur geologische und naturgeschichtliche Schriften verschlang, sondern auch philosophische und allgemeine geistige Literatur. Es liegt auf der Hand, daß seine Lektüre mit zur Gestaltung seiner Ideen beigetragen haben muß. Mehrere jüngere Autoren haben daher völlig richtig Darwins Lektüre analysiert: Gruber (1974), Schweber (1977), Ruse (1979), Manier (1978) und Kohn (1981). Aus Darwins Tagebüchern geht hervor, wie viel er neben all seinen anderen Tätigkeiten jede Woche las, doch kann man vermuten, daß er einige Bücher lediglich auf der Suche nach einer spezifischen Information durchflog hat. In Schwebers Augen war die Lektüre von Brewsters Besprechung von Comte und der Schriften von Quetelet besonders bedeutsam; Ruse hält die Lektüre von Herschel und Whewell für entscheidend. All dies bereitere Darwins Geist vor, doch die Erregung, die sich in seiner Notizbucheintragung vom 28. September 1838 widerspiegelt wie auch die definitive Feststellung in seiner Autobiographie (S. 120) sind meiner Ansicht nach ein Zeichen dafür, daß das Lesen des Satzes bei Malthus einen entscheidenden Effekt auf Darwins Denken hatte.

2. Es gibt eine Fülle an Literatur über das Wesen der Darwinschen Revolution und über Entstehung und Wachstum von Darwins Theorie der natürlichen Auslese. Die wichtigsten neueren Publikationen sind: Limoges (1970), Herbert (1971; 1974; 1977), Greene (1971), Mayr (1972b; 1977a), Gruber und Barrett (1974), Schweber (1977), Ruse (1979a), Ospovat (1979), Kohn (1981), Hodge (1983). Obgleich eine weitreichende Übereinstimmung unter diesen Autoren herrscht, bleiben immer noch einige ungelöste Fragen bestehen, die meisten von ihnen Fragen der Betonung. Dazu gehören: (1) Wandelte sich Darwins Interpretation des Kampfes ums Dasein in der Zeit von 1836 bis zum September 1838 langsam von der wohlthuenden Vorstellung in der Naturtheologie zu dem erbitterten Kampf im Sinne von Malthus, oder geschah dies plötzlich am 28. September 1838? (2) Kam das Schwergewicht, das Darwin auf die genetische Einzigartigkeit des Individuums legte, ausschließlich aus den Erfahrungen der Züchter und Taxonomen oder auch von schottischen Philosophen? (3) Allgemeiner gefragt: in welchem Ausmaße bezog Darwin tatsächlich neue Ideen von Philosophen und in welchem Umfang kleidete er seine Gedanken lediglich in die Sprache der zu seiner Zeit modernen Philosophie (insbesondere Herschel und Whewell), um ihnen mehr Respektabilität zu verleihen?

3. Aus seinen eigenen Beobachtungen in Südamerika und aus dem, was er gelesen hatte, hatte Darwin gelernt, daß natürliche Artpopulationen enorme Schwankungen durchmachen können. Eine Trockenheit in den Pampas beispielsweise hatte das Vieh zu Millionen getötet. Derartige Beobachtungen brachten Darwin in überzeugender Weise zu der Einsicht in die überlegene Fitness der wenigen Überlebenden und bestärkten den Nachdruck, den Lyell auf die Konkurrenz im Kampf ums Dasein legte. Zahlreiche Verweise auf variable Populationsgröße, Konkurrenz und Überleben in Darwins Notizbüchern und Briefen werden in Egerton (1968) angegeben; viel Material dazu auch in Stauffer (1975). Egerton (1973) gibt die beste Darstellung der historischen Veränderungen des

Begriffes der Ausgewogenheit der Natur. Siehe auch Stauffer (1960) über den Einfluß von Linnaeus auf Darwin.

4. Mehrere Autoren erkannten mehr oder weniger unabhängig voneinander die Bedeutung, die Darwins Abgehen von der Konkurrenz unter Arten und seiner Annahme, stattdessen, der Konkurrenz unter Individuen zukommt: Vorzimmer (1969), Herbert (1971), Ghiselin (1969; 1971–72). Daß es sich bei Darwins Kampf ums Dasein um eine *fortpflanzungsmäßige* Konkurrenz handelt, wurde von der Mehrheit derer, die später höchst ungehemmt mit dem Kampf ums Dasein operierten, insbesondere Rassisten und Anhängern des sogenannten Sozialdarwinismus (oder richtiger Sozialspencerismus), jedoch leider ganz und gar nicht verstanden. Dies trifft beispielsweise auf die meisten von Greene (1977) genannten Autoren zu, gelegentlich aber drückte selbst Darwin sich nicht eindeutig aus (Greene, 1981).

5. Beispielsweise Young (1969; 1971), aber siehe Freeman (1974).

6. Sogar noch unvorstellbarer ist, daß es (wie weiter unten zu sehen sein wird) noch zwei weitere Autoren gab, die sogar noch vor (1818, 1831) Darwin und Wallace eine Theorie der natürlichen Auslese vorschlugen. Sie hatten jedoch alle mehr miteinander gemein, als sich auf den ersten Blick erkennen läßt! Sie waren alle Engländer, wenigstens drei von ihnen hatten Malthus gelesen, und sie waren alle demselben Zeitgeist verhaftet. Allerdings bleibt es ein Rätsel, warum so wenige andere von diesem Zeitgeist beeinflußt wurden.

7. Leider wurden Wallaces eigene Berichte darüber, wie er zu seinem Konzept der natürlichen Auslese kam, fast alle vierzig bis fünfzig Jahre später geschrieben, als Metaphern wie das Überleben des Geeignetsten bereits fest in jedermanns Geist eingepreßt waren. Wir können daher nicht mit hundertprozentiger Gewißheit sagen, wie sich im Jahre 1858 die verschiedenen Teile von Wallaces erklärendem Modell zusammenfügten. Siehe auch Smith (1972).

8. Siehe zum Beispiel Darlington (1959). Darwin selbst berichtete in einem historischen Überblick, der ab der dritten Auflage in sein Werk *Origin of Species* aufgenommen wurde, über seine tatsächlichen oder angeblichen Vorläufer. Die meisten der von Zirkle (1941) genannten Fälle, die nach Ansicht dieses Autors frühere Vorschläge der natürlichen Auslese darstellen, fallen jedoch unter die Kategorie „Ausmerzen“ (siehe oben). Auszüge aus den Schriften von Wells, Matthew, Blyth und Chambers finden sich in McKinney (1971).

9. Lyell, der von „deutschen Kritikern“ (offenbar bezieht sich das auf Bronn) beschuldigt wurde, er postuliere „den direkten und wunder tätigen Eingriff der Ersten Ursache, so oft eine neue Art entsteht, so [daß] ich meine eigene [uniformitarianische], durch ein regelmäßiges System sekundärer Ursachen getriebene Populationslehre aufgegeben habe“, bestand darauf, er stimme mit Herschel darin überein, eine solche Schaffung neuer Arten müsse „durch den Eingriff intermediärer Ursachen stattfinden“. Wenn er jedoch beschreibt, unter welchen Umständen dies vor sich gehen würde, beschreibt er den krassesten, wunderartigen, speziellen Schöpfungsakt – das, was er später selbst als „Hypothese der fortwährenden Intervention“ bezeichnet. Sie würde uns eine Vorstellung geben, „soweit es die Attribute des Erhabenen Geistes betrifft“. Sie würde es uns erlauben, uns „die Umstände“ vorzustellen, „die erwägt und vorhergesehen werden müssen, bevor entschieden werden kann, welche Fähigkeiten und Eigenschaften eine neue Art haben muß, damit sie imstande ist, eine gegebene Zeit lang zu bestehen und ihre Rolle in gezieltem Verhältnis zu allen anderen Wesen zu spielen, die dazu bestimmt worden sind, mit ihr zusammen zu existieren, bevor sie ausstirbt. Es mag vielleicht notwendig sein, die Zahl zu kennen, durch die jede Art in 10000 Jahren in einer gegebenen Region vertreten sein würde, etc. etc.“ (Lyell, 1881, S.467–469). Alles hinsichtlich jeder neuen Art ist „vorher angeordnet“, „vorherbestimmt“, „vorgeschrieben“. Sekundäre oder intermediäre Ursachen, die irgendetwas dieser Art tun können, sind nicht vorstellbar. Ungeachtet Lyells eigener Dementis liefern seine Überzeugungen auf einen krassen Glauben an besondere Schöpfungsakte hinaus (siehe auch Cannon, 1961; Mayr, 1972b).

10. Diese Thematik ist in zahlreichen Büchern gut abgehandelt worden, auf die in jeder Geschichte des Evolutionismus verwiesen wird, siehe auch Gillespie, 1979, und Moore, 1979.

11. Über das Wesen wissenschaftlicher Revolutionen herrscht immer noch erhebliche Ungewißheit. Sie alle haben eines gemeinsam, daß nämlich nach der Revolution die Dinge nicht mehr ganz das sind, was sie vorher waren. In den meisten anderen Beziehungen ist jede Revolution einzigartig.

Greene (1971) und Mayr (1972b) haben gezeigt, wie wenig die Darwinsche Revolution mit Kuhns Beschreibung wissenschaftlicher Revolutionen übereinstimmt. Zum Beispiel herrschte in den fünfziger Jahren des 19. Jahrhunderts keine Krisensituation, es gab keine Substituierung eines Paradigmas durch ein anderes, und zwischen dem Beginn der Darwinschen Revolution (Buffon, 1749) und ihrem Ende (synthetische Theorie der Evolution, 1947) vergingen etwa zweihundert Jahre, obgleich in der Mitte dieser Zeit (1859) tatsächlich ein Höhepunkt zu verzeichnen war.

12. Die Schriften von Poulton (1896), Kellogg (1907), Delage und Goldsmith (1912), Plate (1913) und Tschulok (1922) geben alle eine gute Einführung in die Kontroversen über die natürliche Auslese.

13. Ausführliche Erörterungen der Veränderungen, die die Theorie der natürlichen Auslese in metaphysischen Konzepten hervorgerufen hat, finden sich auch in Passmore (1959), Bowler (1977b), Ruse (1979a) und Gillespie (1979).

14. Für eine ausführliche Erörterung des Problems der Teleologie, siehe Kapitel 2.

15. Zusammenfassungen über die Genetik der Mimikry, mit Verweisen auf reichliche zusätzliche Literatur finden sich in Ford (1964, S. 201–246) und Turner (1971; 1977). Ein großer Teil der genetischen Analysen wurden von P.M. Sheppard und C.A. Clarke durchgeführt. Zu weiterer Literatur über Mimikry, siehe Wickler (1968) und Blaisdell (1976).

16. Der Ausdruck „Neo-Lamarckismus“ wurde 1884 von A.S. Packard vorgeschlagen. Siehe auch Cope (1887; 1896), Kellogg (1907), Pfeifer (1965), Boesiger (1980), Bowler (1977a), Dexter (1979) und Burkhardt (1980).

17. Aus Raummangel habe ich der Versuchung widerstehen müssen, die faszinierende Geschichte der Theorie (oder besser, „Theorien“) der Orthogenese weitaus ausführlicher zu behandeln. Als weitere Lektüre wird auf Nägeli (1865; 1884), von Baer (1876), Eimer (1888), Kellogg (1907), Ospovat (1978) und Bowler (1979, 1983) verwiesen.

18. Ich glaube, C.O. Whitman (1959, I, S. 9–11) hat als erster deutlich die Bedeutung der entwicklungsmäßigen und variationsmäßigen Begrenzungen erkannt. Zum Zeitpunkt seiner Veröffentlichung paßte dieses Werk ganz und gar nicht zu dem atomistischen („beanbag“) Denken der Mendelianer und wurde unbeachtet gelassen (siehe auch Mayr, 1963; Bowler, 1979, S. 68).

19. Eine weitere Erörterung des evolutionären Fortschrittes findet sich in Ayala (1974), Huxley (1942), Goudge (1961), Mandelbaum (1971), Simpson (1974) und Thoday (1975).

20. Zu neo-darwinistischen Interpretationen der Evolutionstrends, siehe Franz (1920; 1935), Huxley (1942), Simpson (1949), Rensch (1960) und Stebbins (1969; 1974).

12 Vielfalt und Synthese des Evolutionsdenkens

1. Montgomery (1974) gibt eine hervorragende Darstellung der Aufnahme des Darwinismus in Deutschland; siehe auch Mullen (1964), Querner (1975), Stresemann (1975), Gregory (1977), Mayr und Provine (1980).

2. Poulton (1896), Vorzimmer (1970), Hodge (1974).

3. Haller (1963), Pfeifer (1974), Cravens (1978). Zu dem Einfluß des Darwinismus auf das geistige Leben Amerikas, siehe Wilson (1967) und Russett (1976).

4. Um der Vollständigkeit willen muß an dieser Stelle eine in der Bevölkerung allgemein wie auch in der Gesellschaftstheorie verbreitete geistige Bewegung erwähnt werden, die gewöhnlich als Sozialdarwinismus bezeichnet wird. Der eigentliche geistige Vater dieses Begriffs war Herbert Spencer, und man sollte diese Bewegung besser Sozialspencerismus nennen. Sie verherrlicht den Kampf ums Dasein, erbarmungslosen Wettbewerb und soziales Vorurteil unter dem Vorwand, Darwin habe dies gelehrt. Leider ist die Geschichtsschreibung über diese Thematik ebenso wenig objektiv wie die Bewegung selbst. Da der Sozialdarwinismus nicht in die Ideengeschichte der Biologie hineingehört, wäre es fehl am Platze, ihn hier ausführlich zu erörtern. Ich muß stattdessen auf die sachdienliche Literatur verweisen. Zum Sozialdarwinismus, insbesondere in Amerika, siehe Hofstadter (1944), Freeman (1974), Greene (1977; 1981), Bannister (1979).

5. Farley (1974), R. E. Stebbins (1974), Conry (1974), Limoges (1976), Durand (1978) und Boesiger (1980).
6. Zu Weismanns wichtigsten Schriften über Evolution, siehe Weismann (1883; 1886; 1892; 1896) und Gaupp (1917). Weismann hatte bereits in einer früheren Veröffentlichung (1868, S. 27) postuliert, daß die genetische Konstitution eines Organismus einen einschränkenden Einfluß auf seine Variationsfähigkeit ausüben muß.
7. Darlington's ursprüngliche Darstellung (1932) war noch sehr typologisch. Sie beschäftigte sich fast ausschließlich mit den Mechanismen, praktisch niemals wurden evolutionäre („Warum“?) Fragen gestellt.
8. Siehe auch Allen (1979), in dem die Unterschiede zwischen den beiden Lagern gut beschrieben sind. Allerdings ist Allen etwas vage hinsichtlich der Beziehungen zwischen Mutationstheorie und partikulärer (Mendelscher) Vererbung. Es gab eine größere Zahl von Autoren als er annimmt, die den Mutationismus ablehnten, für diskontinuierliche Merkmale aber die Mendelsche Vererbung akzeptierten (Mayr und Provine, 1980).
9. Bateson wich nie von seiner Überzeugung ab, daß alle für die Evolution bedeutsamen Veränderungen durch die Entstehung größerer Diskontinuitäten begründet seien. Er betonte dies erneut im Jahre 1913, in seiner Melbourne-Ansprache 1914 und in seinem Vortrag in Toronto 1922. Beispielsweise: „Die moderne Forschung erbringt nicht die geringste Ermutigung oder Bestätigung der Ansicht, die allmähliche Evolution erfolge durch die Transformation von Massen von Individuen, auch wenn sich dieser Gedanke in der allgemeinen Vorstellung der Personen festgesetzt hat“ (1914, S. 18). Keiner war heftiger gegen diese Ansicht als Poulton (1908 a).
10. Allen (1969), Bowler (1978). Meine eigene Interpretation, die mehr Gewicht auf de Vries' typologisches Denken legt als auf seinen Abscheu vor dem Sozialdarwinismus, steht Allen näher als Bowler. Zu der Genetik der *Oenothera*, siehe Cleland (1972).
11. Mehrere Textsammlungen über Evolutionsgenetik liegen jetzt vor: Peters (1959), Spiess (1962), Jameson (1977).
12. Provine (1971), Cock (1973), Norton (1973), de Marraise (1974).
13. Glöger (1833). Trotz seines Interesses an der Variation war Gloger ganz und gar kein Evolutionist. Seiner Ansicht nach waren geographische Varietäten ihrem Wesen nach dasselbe wie Alters- und Geschlechtsunterschiede. Und da die letzteren nicht die Bildung neuer Arten zur Folge haben, „können keine klimatischen Arten entstehen, lediglich Varietäten“ (S. 106). Bei Umkehren der klimatischen Gegebenheiten würden klimatische Rassen „innerhalb weniger Jahre“ zu ihrem ancestralen Zustand zurückkehren (S. 107).
14. Zur Literatur über die Rolle der Isolation, siehe Mayr (1942; 1955; 1963), Lesch (1975), Stressemann (1975) und Sulloway (1979), die auf die Originalliteratur von Wagner, Romanes, Gulick, Wallace, Seebohm, K. Jordan, D. S. Jordan, J. Grinnell und anderen an der Kontroverse beteiligten Autoren verweisen.

13 Die Entwicklung nach der Synthese der Evolutionsbiologie

1. Von den neueren Lehrbüchern sind zu erwähnen Nei (1975), Grant (1977), Dobzhansky, Ayala, Stebbins und Valentine (1977) und Futuyma (1979).
2. Es ist recht interessant, daß Dobzhansky seit Beginn seiner genetischen Forschungen in Rußland (1922) bis 1936 über Fragen der Genaktivität (Pleiotropie, Positionseffekt, Kausalität von Sterilität usw.) gearbeitet hat, selbst noch, nachdem er begonnen hatte, Sewall Wrights Schriften zu lesen und an *Drosophila pseudoobscura* zu arbeiten. Seine Wiederentdeckung der Populationsevolution (deren er sich bei seinen Coccinelliden-Forschungen in Rußland vollauf bewußt gewesen war) ist seinen Sammlungen von *Drosophila pseudoobscura*, der Literatur, die er während des Schreibens seines Werkes *Genetics and the Origin of Species* durcharbeitete, sowie seinen Unterhaltungen mit Naturforschern anläßlich seines Aufenthalts im Osten 1936 zu verdanken.

3. Die Methode der Stärke-Gel-Elektrophorese wurde von Oliver Smithies (1955) entwickelt. C. L. Markert kombinierte sie mit histochemischen Färbetechniken, um isozymische Formen von Enzymen aufzulösen und identifizieren zu können. Einen Überblick über das Gebiet gibt Markert (1975).
4. Eine ausführlichere Diskussion von Darwins Vorstellungen über Urzeugung und den Ursprung des Lebens gibt Gruber (1974, S. 151–156).
5. Es gibt eine enorme Fülle an Literatur über die Entstehung des Lebens, und jedes Jahr erscheinen neue Bände oder Zeitschriftenartikel. Eine sehr gute Einführung (allerdings nicht das letzte Wort in allen Fragen) ist Miller und Orgel (1974). Siehe auch Eigen und Schuster (1977–78) und die deutsche Übersetzung von Oparins Buch (1938). Bis heute ist keine der verschiedenen Theorien über die Entstehung des Lebens allgemein akzeptiert. Einige von ihnen werden in Fox und Dose (1979) und Dickerson (1978) diskutiert. Siehe auch Monod (1974a) und Küppers (1983). Zur Urzeugung, siehe Farley (1977).
6. Es gibt ein umfangreiches Schrifttum über Nicht-Darwinistische Evolution. Beweise für Neutralität werden von Kimura und Ohta (1971) und Nei (1975) vorgebracht. Zugunsten der Selektionstheorie argumentieren Dobzhansky et al. (1977), Clarke (1976) und Ayala (1976) sowie Salzano (1975) in zahlreichen Beiträgen. Siehe auch Lewontin (1974).
7. Die Frage, in welchem Ausmaß sexueller Dimorphismus das Resultat der sexuellen Auslese bzw. in welchem Ausmaße er das Ergebnis der natürlichen Auslese ist, ist seit Darwins Zeiten Gegenstand der Diskussion. Darwin und Wallace vertraten in dieser Frage völlig entgegengesetzte Ansichten, wie von Kellogg (1907, S. 106–128), Mayr (1972c), Blaisdell (1976) und Kottler (1980) erörtert wird. Siehe auch Turner (1978), West-Eberhard (1979), Hamilton und Barth (1962) und Endler (1978). Ausmaß und Art des Sexualdimorphismus sind das Endergebnis eines Kompromisses zwischen vielen, zum Teil gegensätzlichen Selektionsdrücken. Jeder Fall ist potentiell von jedem anderen verschieden.
8. Der klassische Begriff der sexuellen Auslese war auf einen sehr eng definierten Paarungserfolg beschränkt. Neuere Studien haben ergeben, daß jedes beliebige Verhaltensmerkmal, das zu einer Steigerung der Überlebenschance oder des Fortpflanzungserfolgs führt, von der Auslese begünstigt werden kann. Dazu gehören die Beziehungen zwischen Eltern und Nachkommen, Geschwister- rivalität sowie Wechselbeziehungen aller Art zwischen verwandten und nicht verwandten konspezifischen Individuen, gleichgültig ob egoistischer oder altruistischer Natur. Eine Einführung in dieses ungeheuer weite Gebiet geben Alexander (1979) und Trivers (Ms.). Zu der evolutionären Bedeutung sozialer Konkurrenz, siehe West-Eberhard (1979).
9. Hamilton (1964a, b), Williams (1975), Wilson (1975), Ghiselin (1974a), Smith (1978), Caplan (1978a), Ruse (1979b), Dawkins (1976), Gregory, Silvers und Dutch (1978), Barash (1979), Alexander (1979), Barlow und Silberberg (1980), Blum und Blum (1979).
10. Zu der neueren Literatur über sympatrische Speziation, siehe auch Futuyma und Mayer (1980), Paterson (1981) und Mayr (1982).
11. Templeton nahm an, seine modifizierte Interpretation genetischer Revolutionen erfordere die Einführung eines neuen Terminus („genetic transilience“). Diese Änderung in der Auslegung ist jedoch weit geringer, als die zwischen den Arten von Linnaeus, dem Gen von Johannsen, der Mutation von de Vries und den Vorstellungen, die gegenwärtig mit diesen Ausdrücken bezeichnet werden. Wir würden in Terminologie ertrinken, wollten wir jedes Mal einen neuen Ausdruck prägen, wenn ein wissenschaftliches Konzept abgeändert wird. Abgesehen davon hatte Galton den Ausdruck „transilience“ (abrupte Veränderung) bereits für eine größere Saltation bei einem einzigen Individuum eingeführt.
12. Die wegbereitenden Beiträge zu dieser neuen Denkweise kamen von Walter Bock. Von besonderer Bedeutung sind seine Veröffentlichungen über Funktion und Rolle (Bock und von Wahlert, 1965), über Präadaptation und multiple Bahnen (1959) und über mikroevolutionäre Sequenzen (1970).
13. Siehe Cowan (1977, I, S. 133–208), Haller (1963), Ludmerer (1972), Bajema (1977), Pickens (1968) und Searle (1976).

Teil III: Variation und ihre Vererbung

1. Es gibt eine umfangreiche Literatur über die Geschichte der Genetik. Umfassende Geschichtswerke sind: Barthelmess (1952), Brink (1967), Dunn (1951; 1965a), Stubbe (1965), Sturtevant (1965a). Jeder, der diese Werke liest, wird bemerken, wie viel ich diesen Autoren zu verdanken habe.

In zwei Lehrbüchern werden die Entdeckungen der Genetik hervorragend in einem geschichtlichen Rahmen dargestellt. Sie sind besonders gut für Historiker geeignet, die mehr über Genetik erfahren wollen: Moore (1963), Whitehouse (1965).

Das Forschungsgebiet ist darüber hinaus außerordentlich gut mit Quellenwerken versorgt, von denen ich hier nur einige anführen kann: Krizenecky (1965), Moore (1972), Peters (1959), Stern und Sherwood (1966), Voeller (1968), Spiess (1962), Levine (1971), Taylor (1965).

14 Frühe Theorien und Züchtungsversuche

1. Überblicke über die Vorstellungen des Altertums über Vererbung und Fortpflanzung finden sich in His (1871), Zirkle (1935; 1936; 1946; 1951), Balss (1936) und Lesky (1950). Auch Hall (1969, I, S. 13–163).

2. Zu weiteren Einzelheiten über die Arthybridenzüchter und Pflanzenzüchter, siehe Roberts (1929), Olby (1966), Stubbe (1965). Sowohl Roberts als auch Olby geben hervorragende Darstellungen der Arbeit von Kölreuter.

3. Siehe Roberts (1929, S. 129–136), Dunn (1965a, S. 30); Olby (1966, S. 62–65, 167–170).

4. Er und andere, einschließlich Darwins, erhielten Spaltungen im Verhältnis 3:1, erkannten sie aber nicht als solche. Siehe Dunn (1965a, S. 31), Roberts (1929, S. 276, 283) und Zirkle (1951).

15 Die Keimzellen, Träger der Vererbung

1. Die Geschichte des Studiums der Zellen ist wiederholt so ausgezeichnet dargestellt worden, daß sie hier nur in Umrissen geschildert wird. Wer eine ausführlichere Behandlung wünscht, sollte die folgenden Veröffentlichungen konsultieren: Baker publizierte eine besonders wertvolle Reihe von Studien (einschließlich Bibliographie) über die Geschichte der Zytologie (1948–1955). Siehe auch: Coleman (1965), Hughes (1959), Klein (1936), Maulitz (1971), Moore (1963), Pickstone (1973; sehr gründlich), Studnicka (1931), Wilson (1896; das große klassische Werk!). Diese Bücher enthalten Verweise auf die klassische Literatur, etwa die Schriften von Brown (1833), Schleiden (1838), Schwann (1839), Virchow (1858) sowie andere in der Zeitspanne von 1800 bis 1900 veröffentlichte Werke, die auf den folgenden Seiten zitiert sind.

Zu einer Geschichte der Verbesserungen des Mikroskops und mikroskopischer Techniken, siehe Hughes (1959).

2. Baker (1948–1955), Berg (1942), Jacob (1973), Lindeboom (1970), Wilson (1944).

3. Es ist zweifelhaft, ob irgendeine Verbindung besteht zwischen diesem Kristallisierungskonzept und der im 18. Jahrhundert weit verbreiteten Vorstellung der organischen Kristallisierung. Siehe Coleman (1964, S. 161–162) und Maulitz (1971).

4. Zu weiteren Einzelheiten über Sexualität und Befruchtung, siehe Hughes (1959, S. 29–76), Barthelmess (1952, S. 97–121), Olby (1966, S. 86–100), Coleman (1965), Stubbe (1965, S. 194–207). Nach meiner Kenntnis der Literatur ist die beste Darstellung der Entdeckung der Sexualität bei Pflanzen immer noch die von Sachs (1875): Camerarius, Kölreuter, Sprengel, ihre Vorläufer und Gegner, sowie die Entdeckung der Sexualität und Befruchtung bei den Kryptogamen sind bei ihm auf den Seiten 359–444 behandelt.

5. Ghiselin (1974a), G. C. Williams (1975), White (1978, S. 696–758), Maynard Smith (1978). Siehe auch Stebbins (1950) und Grant (1971) hinsichtlich der Pflanzen.

6. Hughes (1959, S. 62–67). Die Sekundärliteratur über die Geschichte der Zytologie leidet bedauerlicherweise unter nationaler Voreingenommenheit, worüber man sich klar sein muß. Wilson (1896) ist vielleicht der unparteiischste Berichterstatter. Siehe auch Barthelmess (1952) und Klein (1936).

7. Die verschiedenen Systeme sind ausführlich von Strasburger (1884), Hertwig (1884), de Vries (1889), Weismann (1892), Delage (1895), Wilson (1896) und in jüngerer Zeit von Baker (1948–1955), Barthelmess (1952), Coleman (1965), Dunn (1965 a, S. 33–49) sowie Geison (1969) besprochen worden.

8. Von den Ausdrücken für solche Partikel mögen erwähnt werden: physiologische Einheiten (Spencer, 1864), Gemmulae (Darwin, 1868), Plastidulen (Elsberg, 1876; Haeckel, 1876), Mizellen (Nägeli, 1884), Idioplasten (Hertwig, 1884), Pangene (de Vries, 1889), Biophoren (Weismann, 1892) und Plastosomen (Wiesner, 1892). Siehe auch Hall (1969, II, S. 304–354).

9. Weitere Einzelheiten über die chromosomalen Aspekte der Vererbung finden sich in Coleman (1965, S. 145–154), Wilson (1896, S. 182), Voeller (1968), Barthelmess (1952, S. 103–219), Hughes (1959, S. 55–73), Moore (1972, S. 19–47). Voeller (1968), ein ausgezeichnete Sammelband, enthält mehr oder wenig umfangreiche Auszüge aus den Schriften von Kölreuter, Oskar Hertwig, Fol, Strasburger, Weismann, Flemming, Roux, Van Beneden, Montgomery, McClung, Boveri, Sutton, Wilson, Stevens, Mendel, Morgan, Sturtevant und anderen.

10. Ausführliche Beschreibungen der Zellteilung (Mitose) finden sich in jedem modernen Lehrbuch der Biologie oder Zytologie. Zu den historischen Aspekten, siehe Wilson (1896; 1925), Hughes (1959, S. 55–73) und Coleman (1965, S. 129–133).

11. Coleman (1965, S. 145–154) gibt einen hervorragenden Überblick über diese Entwicklungen. Siehe auch Barthelmess (1952, S. 112–113), Voeller (1968, S. 21–39) und Wilson (1896, S. 182).

12. Es ist mir nicht gelungen, herauszufinden, wem das Verdienst gebührt, als Erster klar erkannt zu haben, daß es eine separate genetische Substanz gibt und daß diese auf den Zellkern beschränkt ist. Haeckel (1866), Galton (1876), Weismann (1883 und spätere Schriften), Nägeli (1884), Hertwig (1884) und Strasburger (1884) haben alle zu dieser Erkenntnis beigetragen.

13. Leider können nur wenige der glänzenden Beiträge Theodor Boveris (1862–1915) erwähnt werden (siehe auch Kapitel 16). Sein Leben und seine Forschungstätigkeit werden von Baltzer (1962) hervorragend geschildert.

16 Die Natur der Vererbung

1. Zu einer etwas anderen Interpretation, siehe Bowler (1974 a).

2. Ein typisches Beispiel ist der französische Gärtner Verlot (1865), dessen Schlußfolgerungen ausgezeichnet von Roberts (1929, S. 136–143) beschrieben wurden. Ähnliche Ansichten vertrat auch Romanes (1895, S. 267–268).

3. Eine außergewöhnlich scharfsinnige Analyse ist in Geison (1969) enthalten, obgleich dieser gelegentlich indirekte und Mischvererbung miteinander verwechselt. Siehe auch Zirkle (1946), Olby (1966), Ghiselin (1969, S. 181–186; 1975), Vorzimmer (1970). Zur frühen Geschichte der Theorie der Pangenesis, siehe Lesky (1950).

4. Siehe insbesondere Galton (1872; 1876), Pearson (1914–1930), Olby (1966, S. 70–79), Cowan (1972).

5. Gaupp (1917; komplette Biographie Weismanns), Schleip (1934; Analyse seines wissenschaftlichen Beitrages), Churchill (1968; Entwicklung von Weismanns Denkweise).

6. Nachdem Weismann seine Theorie von der Kontinuität des Keimplasmas veröffentlicht hatte, machte man ihn darauf aufmerksam, daß ähnliche Theorien bereits veröffentlicht worden waren. Weismann erörtert diese in seinem *Keimplasma* (1892). Auf S. 260 erwähnt er Owen (1849), Galton (1872; 1876), Jäger (1878) und Nussbaum (1880) als angebliche Vorläufer. Es besteht kaum Zweifel daran, daß Weismann diese früheren Autoren nicht gekannt und seine Ideen unabhängig entwickelt hatte. Es ist eine Tatsache, daß niemand diesen Ideen irgendeine Aufmerksamkeit schenkte, ehe Weismann nicht seinen Aufsatz über die Kontinuität des Keimplasmas veröffentlicht hatte.

7. Gelegentlich gibt ein Genotyp die Sexualität auf, doch ist Ungeschlechtlichkeit im Tierreich nicht sehr verbreitet. Es liegt auf der Hand, daß die geschlechtliche Fortpflanzung einen Selektionsvorteil haben muß, obgleich ihre evolutionäre Rolle immer noch eine umstrittene Frage ist (siehe Kapitel 13).

8. De Vries (1889), Heimans (1962), Darden (1976).

9. Mendel (1866), siehe Correns (1905), Iltis (1932), Krizenecky (1965; Mendels klassischer Aufsatz in deutsch und eine Sammlung von 27 Originalschriften, die während der Wiederentdeckungsperiode veröffentlicht wurden), Olby (1966), Gustafson (1969). Alle Seitenverweise auf Mendel beziehen sich auf das deutsche Original.

Zu Ungers Einfluß auf Mendel, siehe Olby (1971). Die fortlaufenden Resultate der Mendelforschung werden in den *Folia Mendeliana*, Brno, veröffentlicht.

10. Mendels Verständnis derartiger Stichprobenfehler (das er vermutlich seinen Wiener Physikprofessoren zu verdanken hatte) war von entscheidender Bedeutung. Bei seinen weniger umfangreichen Kreuzungen erhielt er Abweichungen von dem erwarteten 3:1 Verhältnis, die von 32:1 bis zu 14:15 reichten. Solche Abweichungen veranlaßten Nägeli und Weldon (und vermutlich auch noch andere Gegner der Mendelschen Vererbung) dazu, Mendels Interpretation abzulehnen, da sie die Natur statistischer Schwankungen (Stichprobenfehler) nicht verstanden.

11. Mendel schloß auch die Möglichkeit nicht aus, daß im Falle von Arthybriden „der hybride Embryo aus gleichartigen Zellen gebildet wird, in welchen die Differenzen gänzlich und bleibend vermischt sind“ (1866, S. 41).

17 Die Blütezeit der Mendelschen Genetik

1. Ich kann nur eine recht knappe Darstellung der Geschichte der Genetik nach 1900 geben. Aus Barthelmess (1952), Dunn (1965 a), Sturtevant (1965 a), Carlson (1966) und einem großen Teil der Fachliteratur geht hervor, daß der Fortschritt im Verständnis der Gene, ihrer Mutation und Vererbung weniger gradlinig war als hier dargestellt. Unorthodoxe Theorien insbesondere einige, die von Bateson, Castle und Goldschmidt vorgeschlagen wurden, werden aus Raumangel nicht erörtert werden, obgleich sie von beträchtlichem Interesse sind, da sie erkennen lassen, welches die speziellen Vorstellungswelten waren, aus denen heraus diese Forscher andere Interpretationen als die der Morgan-Gruppe übernahmen. Zu weiteren Einzelheiten wird auf die genannten Geschichtswerke der Genetik verwiesen.

Nachdem das Gebiet der Genetik einmal begründet war, nahm ihre Literatur mit exponentieller Geschwindigkeit zu und tut dies immer noch. Zur Literatur über den frühen Mendelismus, siehe auch Brink (1967), Dunn (1951), Krizenecky (1965) und Olby (1966). (Siehe auch Übersicht in *Isis*, 59, S. 233–242; und Übersichtsartikel von Mayr, 1973).

2. Zu weiteren Einzelheiten über die Wiederentdeckung von Mendel, siehe *Genetics*, 35 (1950), Suppl. zu No. 5, Pkt. 2, S. 1–47. Auch Krizenecky (1965), Olby (1966), Roberts (1929), Stern und Sherwood (1966), Stubbe (1965), Sturtevant (1965 b) und Dunn (1966).

3. Siehe Heimans (1962; 1978). Darden (1976) und Zirkle (1968).

4. Siehe Cleland (1972), auch Heimans (1978), Olby (1966), Zirkle (1968).

5. Siehe Correns (1924), Stein (1950), Wettstein (1939) und *Dictionary of Scientific Biography*, III, S. 421–423.

6. Darlington (1939). Zu genetischen Systemen bei Pflanzen, siehe Stebbins (1950) und Grant (1964).

7. W. E. Castle, Zoologieprofessor in Harvard, begründete die Genetik in Amerika lange vor T. H. Morgan. Castle und seine Schüler, unter ihnen Sewall Wright, C. C. Little und L. C. Dunn, waren besonders aktiv auf dem Gebiet der Säugetiergenetik. Siehe Dunn (1965 b), Provine (1971), Carlson (1966, S. 23–28; ein ziemlich voreingenommener Bericht) und Castle (1951). Obgleich Castle (geboren 1867) fast gleichaltrig war mit Morgan (geboren 1866), hatte er in der schöpferischen Zeit von 1900–1910 nur zwei Doktoranden, da der Zoologieprofessor Mark in Harvard das Privileg hatte, Ph. D.-Kandidaten zu betreuen. Ein Bericht über Castles Schule findet sich in Russell (1954).

8. Cuénot (1902; 1928); Limoges (1976).

9. Siehe W. Bateson (1928), B. Bateson (1928), Coleman (1970) und Darden (1977).

10. Siehe Ley (1968), Jacob (1973), Bateson (1894), Stubbe (1965) und Larson (1971, S. 99–104).
11. Siehe Allen (1978), Muller (1946) und Sturtevant (1959).
12. Siehe Allen (1975 a), Davenport (1941), Castle (1951) und Sturtevant (1959).
13. Siehe Hughes (1959, S. 77–111), Wilson (1925) und Morgan (1903). Zu Sammlungen klassischer Schriften über Chromosomen und Genetik, siehe Fußnote 20, weiter unten.
14. Siehe Baxter (1976), Muller (1943; 1966), Wilson (1896) und Roll-Hansen (1978 b).
15. Zu dem Unterschied zwischen der Chromosomentheorie und der Gentheorie, siehe auch Darden (1980) und Darden und Maull (1977).
16. Baltzer (1962) und Gilbert (1978).
17. Siehe McKusik (1960). Außer Sutton und Boveri kamen noch andere in den Jahren 1902 bis 1904 zu im wesentlichen denselben Schlußfolgerungen: Correns (1902), de Vries (1903; 1910) und Cannon (1902). Siehe auch Wilson (1925), Baltzer (1962) und Moore (1972).
18. Siehe Allen (1966), Zirkle (1946 a) und Harris und Edwards (1970).
19. Zu einem modernen Überblick über Geschlechtschromosomen bei Tieren, siehe White (1973, S. 573–695).
20. Es gibt eine Reihe wertvoller Schriftensammlungen über Chromosomen, beispielsweise Voeller (1968) sowie Phillips und Burnham (1977).
21. Siehe Muller (1973), Pontecorvo (1968) und Carlson (1972; 1966).
22. Doncaster und Raynor hatten den ersten Fall geschlechtsgebundener Vererbung (bei dem Nachtfalter *Abraxas*) bereits im Jahre 1906 beschrieben.
23. Die während der beiden der Gametenbildung vorausgehenden Zellteilungen stattfindenden Vorgänge sind sehr komplex, und einige Aspekte sind noch immer umstritten. Ich kann hier keine detaillierte Analyse der zytologischen Vorgänge selbst (siehe zytologische Texte) oder des gewundenen Weges, auf dem man allmählich zu ihrem richtigen Verständnis gelangte, geben. Zu der frühen Geschichte (bis etwa 1890) siehe Churchill (1970). Zu späteren Entwicklungen, siehe Whitehouse (1965) und Grell (1978) (über den sehr frühen Zeitpunkt bei der Meiose, in dem Crossing over stattfindet).
24. Obgleich Mendel auf keinerlei Koppelung stieß, brauchten seine sieben Merkmalspaare nicht durch auf sieben unterschiedlichen Chromosomen gelegene Gene bestimmt gewesen zu sein. Es scheint heute wahrscheinlich, daß nur vier oder fünf Chromosomen beteiligt waren. Die Abstände zwischen den Loci waren groß genug, um genügend Rekombination durch Crossing over oder durch Chromosomenbewegungen zu gestatten, d.h. die Ansiedlung auf demselben Chromosom („Syntenie“) zu verbergen. Siehe Nowitski und Blixt (1978).
25. Siehe White (1973), Grant (1964) und Stebbins (1971).
26. Zu weiteren Einzelheiten, siehe Coleman (1970), Roll-Hansen (1978 b; eine gute Analyse, insbesondere von Johannsens Ansichten, obgleich ich Roll-Hansens Verwendung der Ausdrücke „reduktionistisch“ und „holistisch“ für recht irreführend halte), auch Dunn (1965 a), Carlson (1966) und Allen (1978).
27. Eine gute Zusammenfassung der klassischen Zytogenetik liegt aus der Feder von Swanson (1957) vor. Siehe auch Grant (1964) und zahlreiche Symposiumsberichte und Zeitschriftenartikel aus der jüngeren Zeit.
28. Die letzte Übersicht über die Forschung über die Feinstruktur der Eukaryonten-Chromosome findet sich in dem Cold Spring Harbor Symposium über Chromatin (1978).

18 Gentheorien

1. Zur Literatur über diese Kontroverse, siehe Provine (1971), Froggatt und Nevin (1971), Norton (1973; 1975), Cock (1973), Provine (1979), Mayr und Provine (1980), de Marraise (1974) und Yule (1902).

2. Eine Diskussion von Darwins Begriff der Mischvererbung findet sich in Ghiselin (1969, S. 161–164, 173–180), Olby (1966, S. 55–70), Vorzimmer (1970, S. 28–38, 97–126), Kottler (1978, S. 288–291). Siehe auch Cowan (1972, S. 391–394) über die Geschichte des Begriffs der Reversion.
3. Zu einer detaillierten Analyse, siehe Churchill (1974). Siehe auch Roll-Hansen (1978a, S. 202–206).
4. Zu einer weiteren Analyse, siehe Churchill (1974, S. 5–30) und Whitehouse (1965, S. 23–25, 32–33).
5. Galton änderte die Formulierung seines Gesetzes wiederholte Male, und es wurde noch weiter von Karl Pearson abgeändert, der enthusiastisch die meisten von Galtons Ideen übernommen hatte. Eine ausführliche Darstellung der komplizierten Geschichte von Galtons Gesetz geben Pearson (1914–1930), Swinburne (1965), Froggatt und Nevin (1971), Provine (1971, S. 19–35, 179–187), Cowan (1972). Galton begründete entschieden, der Begriff „Vererbung“ (*heredity*) bedeute jene Merkmale eines Individuums, die durch Vererbung von seinen Vorfahren und nicht durch eine adaptive Reaktion auf die Umwelt bedingt sind. „Heredity“ ist der „Natur“teil der Polarität Natur kontra Erziehung. Infolge seines Populationsdenkens konnte Galton zwei wichtige neue Begriffe der Statistik entwickeln, Regression und Korrelation. Es ist sonderbar, daß er dennoch niemals die natürliche Auslese verstand.
6. Winkler (1924), Wettstein (1926) und Correns und Wettstein (1937) geben ausgezeichnete Überblicke über das Beweismaterial zugunsten der zytoplasmatischen Vererbung. Dazu gehören die genetischen Eigenschaften zytoplasmatischer Organellen (Plastiden und so weiter), aber es werden auch Phänomene erörtert, die durch Regulatorgene oder durch andere Arten der genetischen Determinierung bedingt sein können, die noch nicht auf einfache Mendelsche Faktoren reduziert worden sind. Diese Phänomene sind in der physiologischen Genetik von besonderer Bedeutung. Noch 1926 war Johannsen der Ansicht, das Studium der vierhundert bekannten Mutationen von *Drosophila melanogaster* habe nichtsdestoweniger den innersten Kern ihres Genotyps noch nicht berührt. Wenn wir heute zurückblicken, scheint es, daß er nicht völlig unrecht hatte. Summer vertrat in seinen Schriften vor 1927 energisch dieselbe Idee.
- Zu modernen Übersichten über die zytoplasmatische Vererbung bei Pflanzen, siehe Caspari (1948), Dunn (1951, S. 291–314), Michaelis (1954), Hagemann (1964), Sager (1972), Grant (1975, Kap. 12) und Grun (1976).
7. Die Arbeit von MacDowell (1914) trug dazu bei, daß die Multifaktor-Vererbung akzeptiert wurde.
8. Zu einer Übersicht über den Positionseffekt, siehe Sturtevant (1965b).

19 Die chemische Basis der Vererbung

1. Siehe Miescher (1897), Fruton (1972, S. 180–261), Portugal und Cohen (1977) und Olby (1968).
2. Siehe beispielsweise Hess (1970; enthält viele wichtige Hinweise), Watson (1968), Olby (1974), Sayre (1975) und Judson (1979).
3. Siehe Fruton (1972), Olby (1974, vgl. *Science*, 187, 1975, S. 827–830) und Portugal und Cohen (1977).
4. Siehe Koltzoff (1928), Kol'tsov (1939), Timofeeff-Ressovsky, Zimmer und Delbrück (1935), Schrödinger (1944) und Olby (1971).
5. Hotchkiss (1965; 1966), Olby (1974), Dubos (1976), Cairns, Stent und Watson (1966).
6. Brachet hatte den glänzenden Gedanken, nach Farbstoffen zu suchen, mit deren Hilfe man die zwei Nukleinsäuren deutlich voneinander unterscheiden könne. Er griff zurück auf die unerschöpfliche Literatur der deutschen Farbtechnologen und fand in einer Schrift von Unna das, was er suchte. Durch ein systematisches Anwenden dieser Farben auf alle Arten von Gewebe, die aktive Proteine produzierten, kam er zu dem Schluß, daß die RNA an der Proteinsynthese beteiligt war. Einen guten Abriß der Entwicklungen in den dreißiger und vierziger Jahren gibt Brachet (1957).

7. In der Harvard University begann in dem Unruhejahr (1968) das Interesse der Studenten plötzlich umzuspringen und sich von der Molekularbiologie ab- und der Ökologie, Verhaltensforschung und Evolution zuzuwenden. Der sichtbare Beweis für diesen Wandel war ein Antrag von zwei Dritteln der Biologie-Studenten auf mehr Fakultätsernennungen in den nicht-molekularen Zweigen und eine Reduzierung des nicht-biologischen Teils des Lehrangebotes. Zwar hielt die Blüte der Molekularbiologie weiterhin an, aber ihr Monopol war gebrochen.

8. Siehe Stern (1968, S. 1–26), McKusick (1975) und McKusick und Ruddle (1977).

Glossar

Ein ausführliches Glossarium von Fachausdrücken aus der Systematik findet sich in Mayr, 1969 (deutsch 1975); aus der Evolutionsbiologie in Mayr, 1970 (in englisch). Im Text definierte Ausdrücke wurden nicht in das Glossarium aufgenommen (siehe Sachverzeichnis). Dagegen enthält es die deutschen Entsprechungen gebräuchlicher englischer Fachtermini, für die es im Deutschen keine derart prägnanten Ausdrücke gibt.

Allele. Alternative Zustandsformen eines Gens, die denselben Locus auf dem Chromosom einnehmen.

Allotetraploid. Individuum oder Art, das aus der Verdoppelung der Chromosomen eines Arthybriden entstanden ist.

Angiospermen. Blütenpflanzen.

Apomixis. Ungeschlechtliche Fortpflanzung bei Pflanzen. Entspricht der Parthenogenese bei den Tieren.

Autosom. Jedes Chromosom, das kein Geschlechtschromosom ist.

Biota. Die Fauna und Flora eines Gebiets.

blending inheritance s. Mischvererbung.

Chiasma. Die Stelle, an der während der Meiose eine enge Verbindung zwischen zwei homologen Chromosomen besteht, wobei gewöhnlich ein Austausch homologer Teile zwischen Nicht-Schwester-Chromatiden stattfindet.

Chromatiden. Zwei identische Spalthälften eines Chromosoms, die das Resultat einer Teilung in der frühen Prophase sind und später in der Mitose zu Tochterchromosomen werden.

Chromatin. Die färbare Substanz im Zellkern, von der man heute weiß, daß sie aus DNA besteht.

Chromosomen. Aus Nukleinsäuren und Protein bestehende, durch Färbung sichtbar zu machende, fadenförmige Gebilde im Zellkern. Auf ihnen ist die genetische Information angeordnet.

Cistron. Ein Desoxyribonukleinsäureabschnitt, der die Information für die Synthese einer Polypeptidkette enthält. (Gen als Funktionseinheit der Vererbung.)

Coelom. Leibeshöhlen umgeben von Mesoderm.

Crossing-over. Der gegenseitige Austausch homologer Stücke zwischen nicht-Schwester Chromatiden.

Design, s. Schöpfungsplan.

Dendrogramm. Ein baumartig verzweigtes Diagramm zur Darstellung von Verwandtschaftsbeziehungen.

Diakinese. Stadium der Meiose, am Ende der Prophase, in dem die Chromosomen stark spiralisiert und Chiasmata besonders gut erkennbar sind.

Direkte Vererbung. Konstante, durch äußere Einflüsse nicht veränderbare Vererbung von Merkmalen von einer Generation zur nächsten. (Im englischen Original als „hard inheritance“ bezeichnet). Gegensatz: Indirekte Vererbung.

Dominant. Allel, das den Phänotypus eines heterozygoten Individuums bestimmt.

Endosperm. Nährgewebe zur Ernährung des Embryo bei Samenpflanzen.

Epigenese. Die Entstehung, im Verlauf der Ontogenese, von Strukturen aus undifferenziertem Material.

Epistase. Wechselwirkung nicht alleler Gene.

Fauna. Die Tierwelt einer bestimmten Region.

Fließgleichgewicht. Der quasistationäre Gleichgewichtszustand offener Systeme, bei dem das System ebensoviel Materie und Energie aufnimmt wie es (in veränderter Form) abgibt. Engl.: steady state.

Gamet. Männliche oder weibliche Fortpflanzungszelle (Ei bzw. Spermatozoon).

Gametophyt. Haploide Phase im Lebenszyklus von Pflanzen.

Gemmulae. („Keimchen“). Hypothetische, mikroskopisch kleine Träger genetischer Eigenschaften.

Genotypus. Die gesamte genetische Konstitution eines Organismus.

Geschwisterarten (auch Zwillingsarten, „sibling species“). Morphologisch identische oder fast identische Arten, die jedoch fortpflanzungsmäßig isoliert sind.

Gewichten. Einem taxonomischen Merkmal einen Wert zuteilen (Bewerten). Englisch: weighting.

Hard inheritance, s. direkte Vererbung

Heterozygot. Individuum mit verschiedenen Allelen an homologen Genorten der beiden elterlichen Chromosomen.

Homozygot. Individuum mit identischen Allelen an den homologen Genorten der zwei elterlichen Chromosomen.

Idioplasmata. Nägels Bezeichnung für das Erbmaterial.

Indirekte Vererbung („soft inheritance“). Beeinflussung der Erbfaktoren durch Gebrauch und Nichtgebrauch, Umweltfaktoren usw.

Infusorien. Veralteter Ausdruck für kleine, im Wasser lebende Organismen (meistens Protozoen, Rädertierchen, einzellige Algen); hauptsächlich für Protozoen benutzt.

Isolationsmechanismen. Die biologischen Eigenschaften von Individuen, die die erfolgreiche Fortpflanzung mit Individuen anderer sympatrischer Populationen verhindern.

Koppelung. Die Assoziation bestimmter Gene aufgrund ihrer Lokalisation auf demselben Chromosom.

Kräuterbuch. Illustriertes Werk, in dem Pflanzen, besonders medizinische Pflanzen, benannt und beschrieben sind. Im Englischen *herbal*. Der englische Fachausdruck *herbalist* wurde mit „Autor“ oder „Verfasser von Kräuterbüchern“ bzw. „Kräuterkundler“ übersetzt.

Kryptogamen. Nicht samentragende Pflanzen, wie Farne, Moose, Pilze.

Makrogenese. Evolution durch diskontinuierliche Veränderung; Evolution durch Saltation.

Mastodon. Ein ausgestorbener Verwandter des Elefanten.

Meiosis. Zwei aufeinanderfolgende Teilungen des Zellkerns, die der Gametenbildung vorausgehen. Durch die Meiose wird der diploide Chromosomensatz auf die Hälfte reduziert (Reduktionsteilungen).

Merkmalseinheit (unit character). Bezeichnung der Erbfaktoren durch die frühen Mendelisten.

Mesozoikum. Geologisches Zeitalter, das von vor ca. 225 Mio. Jahren bis vor etwa 65 Mio. Jahren reichte; Zeitalter der Reptilien.

Mischvererbung (blending inheritance). Vor-mendelscher Begriff; bezeichnet die Vererbung, bei der die Merkmale zweier verschiedener Eltern „vermischt“ werden, „verschwinden“, in der F_1 und in den folgenden Generationen nicht wieder heraussegregieren, wie man durch Mischung einer weißen und einer roten Flüssigkeit eine rosafarbene erhält.

Mitose. Die Teilung des Zellkerns.

Monophyletisch. Ein Taxon, in dem nur Nachkommen des nächsten gemeinsamen Vorfahren enthalten sind.

Multifaktorielle Vererbung. Steuerung eines Merkmals durch mehrere Gene (Polygenie).

Mutation. Eine sprunghafte Veränderung des Genotyps.

- „*naturwissenschaftliche Revolution*“ (*scientific revolution*). Bezeichnung der Zeitspanne zwischen Galilei und Newton, in der die moderne Naturwissenschaft begründet wurde.
- Neo-Darwinismus* (Romanes, 1895). Darwins Evolutionstheorie, jedoch bei Ablehnung jeglicher Vererbung erworbener Eigenschaften.
- Nische*. Die genaue (multidimensionale) Konstellation von Umweltbedingungen, denen eine Art entspricht, bzw. die ökologischen Erfordernisse einer Art.
- Non-disjunction*. Das Fehlen der Trennung gepaarter homologer Chromosomen in der Meiosis und ihre Verteilung auf denselben Spindelpol; die Folge ist, daß eine Tochterzelle beide Chromosomen enthält, die andere dagegen keine.
- Nuklein*. Diese Bezeichnung gab Miescher der phosphorreichen Verbindung im Zellkern.
- Ökotypus*. Eine lokale Pflanzenpopulation, die von der Auslese für die edaphischen und biotischen Umweltverhältnisse begünstigt wird, wobei dies in ihrem Phänotyp zum Ausdruck kommt.
- Orthogenese*. These, derzufolge die Evolution stammesgeschichtlicher Linien in einer bestimmten Richtung durch ein eingebautes finalistisches Prinzip bestimmt ist.
- Pachytän*. Stadium der Prophase der Meiosis, während dessen die homologen Chromosomen vollkommen gepaart sind.
- Pangenesis* (Pangenese). These, derzufolge alle Teile des Körpers Erbfaktoren zu den Geschlechtsorganen und insbesondere den Gameten beitragen.
- Parapatrisch*. Bezieht sich auf zwei Arten mit angrenzenden geographischen Verbreitungsgebieten, die sich aber in der Kontaktzone nicht (oder nur minimal) vermischen.
- Parthenogenese*. Die Entwicklung eines Eis, ohne daß es befruchtet worden ist.
- Partikuläre Vererbung* (partielle Vererbung). Die Nichtverschmelzung der genetischen Faktoren der Eltern bei der Zygotenbildung.
- Phage*. Ein Bakterienvirus.
- Phänotypus*. Die Gesamtheit der Merkmale eines Individuums (im Erscheinungsbild).
- Plankton*. Im Wasser schwebende Kleinlebewesen (Tiere und Pflanzen), insbesondere Algen und Krebstiere.
- Plattentektonik*. Geologische Theorie, derzufolge die Erdkruste aus sich bewegenden Kontinentalplatten besteht.
- Pleiotropie*. Die Fähigkeit eines Gens, mehrere Ausprägungen (Merkmale) des Phänotyps zu beeinflussen.
- Polygen*. Bezeichnet ein phänotypisches Merkmal, das durch mehrere oder zahlreiche Gene bedingt ist.
- Polyploidie*. Die Situation, in der die Zusammensetzung der Chromosomen ein mehrfaches (mehr als zwei) des haploiden Satzes beträgt.
- Positionseffekt*. Eine Veränderung im phänotypischen Ausdruck eines Gens aufgrund einer Veränderung seiner Position auf dem Chromosom.
- Präformation*. Die Theorie, daß alle Strukturen eines Organismus in einem der Gameten enthalten sind.
- Proboscidea*. Verwandte des Elefanten. Zu ihnen gehören das ausgestorbene Mammut und Mastodon.
- Prokaryonten* (Prokaryota). Primitive Organismen (Bakterien und Blaualgen), die keinen Zellkern haben und deren Nukleinsäure in Form eines einzelnen Fadens organisiert ist.
- Reine Linie*. Eine genetisch einheitliche (d.h. reinerbige) Population.
- Rezessiv*. Gen, das in dem Phänotypus eines heterozygoten Individuums nicht zum Ausdruck kommt.
- Reduktionsteilung*. Eine der zwei Teilungen der Meiosis, gewöhnlich die erste, in der die Chromosomenzahl halbiert wird.
- scala naturae*. Stufenleiter oder Rangfolge der Lebewesen.
- Semidominanz*. Zustand, in dem der Phänotyp des heterozygoten Individuums intermediär zwischen den Phänotypen der beiden Homozygoten ist.
- Schöpfungsplan*, Bauplan (*design*). Mit dem Ausdruck „argument from design“ wird der teleologische Gottesbeweis aus der Zweckmäßigkeit der Natur bezeichnet.

Soft inheritance. Beeinflussung der Erbfaktoren durch Gebrauch und Nichtgebrauch, Umweltfaktoren etc. Übersetzt als indirekte Vererbung.

Sporophyt. Diploide Phase im Lebenszyklus von Pflanzen.

Sympatrisch. Die gleichzeitige Existenz von zwei oder mehr Populationen in demselben Gebiet.

Synapsis (Syndese). Die Paarung homologer Chromosomen während der ersten Teilung der Meiosis.

Taxon. Eine taxonomische Gruppe auf jeder Stufe einer hierarchischen Klassifikation.

Terebratula. Eine ausgestorbene Gruppe von Armfüßern (Wirbellose).

Tertiär. Das jüngste der geologischen Hauptzeitalter. Reichte von vor etwa 65 Mio. Jahren bis zur Jetztzeit.

Ungeschlechtliche Fortpflanzung. Jede Form der Fortpflanzung, die nicht über die Bildung von Zygoten (Verschmelzen der zwei Gameten) erfolgt.

Urzeugung. Das plötzliche und spontane Entstehen von Leben aus unbelebter Materie.

Vererbung, s. direkte, indirekte Vererbung.

„wissenschaftliche Revolution“, siehe naturwissenschaftliche Revolution.

Xenia. Einfluß des Pollens auf die Merkmale des Endosperms.

Zwillingsarten, siehe Geschwisterarten.

Zygote. Aus der Vereinigung von zwei Gameten und ihren Zellkernen entstandene Zelle.

Zytoplasma. Das den Zellkern umgebende Zellmaterial.

Literaturverzeichnis

- Abel Othenio (1924) *Lehrbuch der Paläozoologie*. 2. Aufl. Jena: Gustav Fischer
- Adams Mark (1968) The founding of population genetics: contributions of the Chetverikov School, 1924–1934. *J Hist Biol* 1: 23–29
- (1970) Towards a synthesis: populations concepts in Russian evolutionary thought, 1925–1935. *J Hist Biol* 3: 107–129
 - (1980a) Sergei Chetverikov, the Kol'tsov Institute and the evolutionary synthesis, in Mayr and Provine (1980), S 242–278
 - (1980b) Russian morphology and the evolutionary synthesis, in Mayr and Provine (1980), S 193–225
- Adanson M (1772) Examen de la question, si les espèces changent parmi les plantes. *Mém Acad Sci Paris* 1772: 31–48
- Adkins AWH (1970) *From the Many to the One*. Constable, London
- Agassiz Louis (1857) Essay on classification, in *Contributions to the Natural History of the United States*, vol 1. Boston: Little, Brown & Co. (Reprinted 1962, ed Edward Lurie. Harvard University Press, Cambridge)
- Albritton CC jr (1980) *Changing Conceptions of the Earth's Antiquity after the Sixteenth Century*. Freeman, Cooper, San Francisco
- Alcock John (1979) *Animal Behavior*. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Alexander RM (1968) *Animal Mechanics*. University of Washington Press, Seattle
- Alexander Richard D (1979) *Darwinism and Human Affairs*. University of Washington Press, Seattle
- Allen DE (1976) *The Naturalist in Britain*. Allen Lane, London
- Allen Garland E (1966) Thomas Hunt Morgan and the problem of sex determination, 1903–1910. *Proc Amer Phil Soc* 110: 48–57
- (1968) Thomas Hunt Morgan and the problem of natural selection. *J Hist Biol* 1: 113–139
 - (1969) Hugo de Vries and the reception of the mutation theory. *J Hist Biol* 2: 55–87
 - (1975a) The introduction of *Drosophila* into the study of heredity and evolution: 1900–1910. *Isis* 66: 322–333
 - (1975b) *Life Science in the Twentieth Century*. John Wiley & Sons, New York
 - (1978) *Thomas Hunt Morgan: The Man and His Science*. Princeton University Press, Princeton
 - (1979) Naturalists and experimentalists: the genotype and the phenotype. *Stud Hist Biol* 3: 179–209
- Allen JE (1877) The influence of physical conditions in the genesis of species. *Radical Rev* 1: 108–140
- Allen John M (1963) *The Nature of Biological Diversity*. McGraw-Hill, New York
- Alvarez Luis (1980) Asteroid theory of extinctions strengthened. *Science* 210: 514
- Alvarez LW, Alvarez W, Asaro F, Michel HV (1980) Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science* 208: 1095–1108
- Anderson E (1949) *Introgressive Hybridization*. John Wiley & Sons, New York
- Anderson PW (1972) More is different. *Science* 177: 393–396
- Arber Agnes (1938) *Herbals: Their Origin and Evolution. A Chapter in the History of Botany: 1470–1670*. Cambridge University Press, Cambridge
- Aristoteles (1957) *De generatione animalium*. dt: *Tierkunde*. Schöningh, Paderborn

- (1959) *De partibus animalium*. dt: *Über die Glieder der Geschöpfe*. Schöningh, Paderborn
- Ardlt Theodor (1907) *Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt: Ein Beitrag zur vergleichenden Erdgeschichte*. Engelmann, Leipzig
- Artz Th (1955) Die Erforschungsgeschichte der Chorda dorsalis und die Entstehung des Chordaten-Begriffes im 19. Jahrhundert. *Nova Acta Leopoldina*, NS 17: 361–409
- Ashlock Peter D (1974) The uses of cladistics. *Ann Rev Ecol Syst* 5: 81–99
- (1979) An evolutionary systematist's view of classification. *Syst Zool* 25: 441–450
- (1984) (in press). Empty internodes and hidden paraphyly
- Auerbach Ch (1967) The chemical production of mutations. *Science* 158: 1141–47
- (1976) *Mutation Research: Problems, Results, and Perspectives*. Chapman & Hall, London
- Ayala FJ (1968) Biology as an autonomous science. *Amer Sci* 56: 207–221
- (1972) Mendelism versus Darwinism [Rezension von Provine (1971)]. *Nature* 239: 235
- (1974a) Biological evolution: natural selection or random walk? *Amer Sci* 62: 692–701
- (1974b) The concept of biological progress, in Ayala and Dobzhansky (1974), S 339–355
- (1975a) Genetic differentiation during the speciation process. *Evol Biol* 8: 1–78
- (1975b) Scientific hypotheses, natural selection, and the neutrality theory of protein evolution, in Salzano (1975), S 19–42
- (ed) (1976) *Molecular Evolution*. Sinauer, Sunderland, Mass
- and Dobzhansky Th (eds) (1974a) *Studies in the Philosophy of Biology: Reduction and Related Problems*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles
- et al (1974b) Genetic variation in natural populations of five *Drosophila* species and the hypothesis of selective neutrality of protein polymorphism. *Genetics* 77: 343–384
- Baer KE v (1828) *Entwicklungsgeschichte der Thiere: Beobachtung und Reflexion*. Bornträger, Königsberg
- (1876) *Studien aus der Geschichte der Naturwissenschaften*. Schmitzdorf H, St. Petersburg
- Bailey C (1928) *The Greek Atomists and Epicurus: A Study*. Oxford University Press, Oxford
- Bajema Carl Jay (1977) *Eugenics: Then and Now*. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pa.
- Baker HG, Stebbins Ledyard G (eds) (1965) *The Genetics of Colonizing Species*. Academic Press, New York
- Baker JNL (1931) *History of Geographical Discovery and Exploration*. Hasrap, London
- Baker John R (1938) The evolution of breeding seasons, in de Beer (1938), S 161–177
- (1948–1955) The cell theory: a restatement, history, and critique. *Quart J Microscopical Science* 89: 103–123; 90: 87–108; 93: 157–190; 96: 449
- (1952) *Abraham Trembley, Scientist and Philosopher*. Edward Arnold, London
- Baker VR (1978) The Spokane flood controversy and the Martian outflow channels. *Science* 202: 1249–56
- Baldwin James Mark (1909) *Darwin and the Humanities*. Review Publishing, Baltimore
- Ball Ian R (1977) On the phylogenetic classification of aquatic planarians, in Karling TG, Meinander M (eds) *The Alex Luther Centennial Symposium on Turbellaria*. *Acta Zoologica Fennica* 154: 21–35
- Ballauff Theodor (1954) *Die Wissenschaft vom Leben: Eine Geschichte der Biologie*. Karl Alber, München
- Balme DM (1962a) Aristotle's use of differentiae in zoology, in *Aristote et les problèmes de méthode*. Louvain, S 205
- (1962b) Genos and Eidos in Aristotle's biology. *Classical Quarterly*, NS 12: 81–98
- (1965) Aristotle's use of the teleological explanation. Inaugural Lecture (Queen Mary College), S 1–27
- (1970) Aristotle and the beginnings of zoology. *J Soc Bibliophy Nat Hist* 5: 272–285
- (1980) Aristotle's biology was not essentialist. *Archiv für Geschichte der Philosophie* 62 (I): 1–12
- Baltzer Fritz (1962) *Theodor Boveri: Leben und Werk*. Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft, Stuttgart
- Bannister RC (1979) *Social Darwinism: Science and Myth in Anglo-American Social Thought*. Temple University Press, Philadelphia
- Barash D (1979) *The Whisperings Within*. New York: Harper & Row
- Barber B (1961) Resistance of scientists to scientific discovery. *Science* 134: 596–602
- Barigozzi C (ed) (1982) *Mechanisms of Speciation*. Alan Liss, New York
- Barlow GW, Silverberg J (eds) (1980) *Sociobiology: Beyond Nature/Nurture?* Westview Press, Boulder

- Barlow Nora (ed) (1945) *Charles Darwin and the Voyage of the Beagle*. Pilot Press, London. (S. auch Darwin C [1958], [1963].)
- Baron W (1963) Die Anschauungen Johann Friedrich Blumenbachs über die Geschichtlichkeit der Natur. *Sudhoff's Archiv* 47: 19–26
- Barrett PH (1974) Darwin's early and unpublished notebooks, in Gruber (1974) S 259–425
- Barthélemy-Madaule M (1979) *Lamarck ou le mythe du précurseur*. Seuil, Paris
- Barthelmess A (1952) *Vererbungswissenschaft*. Karl Alber, Freiburg
- Bartholomew M (1973) Lyell and evolution: an account of Lyell's response to the project of an evolutionary ancestry for man. *Brit J Hist Sci* 6: 261–303
- Bateman AJ (1948) Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2: 349–368
- Bates Henry Walter (1862) Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley. *Trans Linn Soc London* 23: 495–566
- (1863) *The Naturalist on the River Amazon*. London
- Bateson B (ed) (1928) *William Bateson, Naturalist*. Cambridge University Press, London
- Bateson William (1894) *Materials for the Study of Variation*. Macmillan, London
- (1908) *The Methods and Scope of Genetics*. Cambridge University Press, Cambridge
- (1909) *Mendel's Principles of Heredity*. Cambridge University Press, London
- (1913) *Problems of Genetics*. Yale University Press, New Haven
- (1914) Presidential address. *Brit Ass Adv Sci*, Sydney, Australia, Teil 2
- (1916) [Rezension von Morgan et al. (1915)] *Science* 44: 536–543
- (1922) Evolutionary faith and modern doubts. *Science* 55: 55–61
- (1928) *Scientific Papers*, ed Punnett RC. 2 Bde. Cambridge University Press, Cambridge
- Bather FA (1927) Biological classification: past and future. *Proc Geol Soc* 83: 62–104
- Baur E (1911) *Einführung in die experimentelle Vererbungslehre*. 1. Aufl., Borntraeger, Berlin, S 258–268 (3 Aufl, 1929)
- Baxter Alice L (1976) Edmund B Wilson as a preformationist: some reasons for his acceptance of the chromosome theory. *J Hist Biol* 9: 29–57
- Beach FA (1950) The snark was a boojum. *Amer Psychol* 5: 115–124
- Beaudry JR (1960) Symposium on the species problem and taxonomy. *Rev Canad Biol* 19: 215–325
- Beck BB (1980) *Animal Tool Behavior: The Use and Manufacture of Tools by Animals*. Garland STPM Press, New York
- Beckner M (1959) *The Biological Way of Thought*. Columbia University Press, New York
- (1974) Reduction, hierarchies, and organicism, in Ayala and Dobzhansky (1974), S 163–177
- Bell PR (ed) (1959) *Darwin's Biological Work*. Cambridge University Press, Cambridge
- Belon P (1555) *L'histoire de la nature des oyseaux*. Paris
- Bendall DS (ed) (1983) *Evolution from Molecules to Men*. Cambridge University Press, Cambridge, England
- Benzer S (1957) The elementary units of heredity, in McElroy and Glass (1957), S 70–93
- Berg A (1942) Die Lehre von der Faser als Form- und Funktionselement des Organismus. *Virchow Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie* 309: 394ff.
- Berg L (1926) *Nomogenesis*. Constable, London
- Bergmann C (1847) Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Göttinger Studien* 1: 595–708
- Bergmann G (1957) *Philosophy of Science*. University of Wisconsin Press, Madison
- Berlin B, Breedlove DE, Raven PH (1974) *Principles of Tzeltal Plant Classification*. Academic Press, New York and London
- Berlin I (1960) The philosophical ideas of Giambattista Vico, in Harold Action et al, *Art and Ideas in Eighteenth Century Italy*. Lectures given at the Italian Institute, 1957–1958. Edizioni di storia e letteratura, Roma
- (1976) *Vico and Herder: Two studies in the history of ideas*. Hogarth Press, London
- Bertalanffy L v (1932) *Theoretische Biologie*. 2 Bde Borntraeger, Berlin
- (1949) Das biologische Weltbild. *Die Stellung des Lebens in Natur und Wissenschaft*, Bd 1. Francke, Bern
- Bessey CE (1908) The taxonomic aspect of the species. *Amer Nat* 42: 218–224
- Bischoff TLW (1847) Theorie der Befruchtung und über die Rolle, welche die Spermatozoiden dabei spielen. *Arch Anat Physiol u wiss Med*: 422–442
- Blair W Frank (ed) (1961) *Vertebrate Speciation*. University of Texas Press, Austin

- Blaisdell MB (1976) *Darwinism and Its Data: The adaptive Coloration of Animals*. Ph D diss, Harvard
- Blakeslee AF (1936) Twenty-five years of genetics (1910–1935). *Brooklyn Bot Gard Memoirs* 4: 29–40
- Blandino Giovanni (1969) *Theories on the Nature of Life*. Philosophical Library, New York, Blei W (1981) Erkenntniswege zur Erd- und Lebensgeschichte. Wissenschaftliche Taschenbücher, No 219. Akademie-Verlag, Berlin
- Blum MS, Blum NA (eds) (1979) *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*. Academic Press, New York
- Blumenbach JF (1790) *Beyträge zur Naturgeschichte*. Göttingen
- Blunt W (1971) *Compleat Naturalist*. Viking Press, New York
- Bock Walter (1959) Preadaptation and multiple evolutionary pathways. *Evolution* 13: 194–211
- (1970) Microevolutionary sequences as a fundamental concept in macroevolutionary models. *Evolution* 24: 704–722
- (1973) Philosophical foundations of classical evolutionary classification. *Syst Zool* 22: 375–392
- (1977) Foundations and Methods of Evolutionary classification, in Major Patterns in Vertebrate Evolution, *NATO Advanced Study Institute, Ser A*, 14: 851–895
- (1979) The synthetic explanation of macroevolutionary change: a reductionist approach. *Bull Carnegie Mus Nat Hist* 13: 20–69
- and Miller W de W (1959) The scansorial foot of the woodpeckers. *Amer Mus Novit* 1931: 1–45
- and Wahlert G von (1965) Adaptation and the form-function complex. *Evolution* 19: 269–299
- Boesiger E (1980) The state of evolutionary biology in France at the time of the synthesis, in Mayr and Provine (1980), S 309–321
- Boivin A, Vendrely R, Vendrely C (1948) L'acide desozyribonucléique du noyau cellulaire, etc. *C r hebdomadaire Acad Sci*, Paris 226: 1061–63
- Böker Hans (1935, 1937) *Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere*. 2 Bde Gustav Fischer, Jena
- Bolk L (1915) Überlagerung, Verschiebung und Neigung des Foramen magnum am Schädel der Primaten. 3. *Morph Anthropol* 7: 611–692
- Bonde Niels (1974) Review of interrelationships of fishes. *Syst Zool* 23: 562–569
- (1975) Origin of „higher groups“: viewpoints of phylogenetic systematics, in *Problemes actuels de paléontologie (Evolution des vertèbres)*. Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique
- Bondi Hermann (1977) The lure of completeness, in Duncan R, Weston-Smith M (eds) *Encyclopedia of Ignorance*, Bd 1. Pergamon, Oxford, S 5–8
- Bonner JT (1980) *The Evolution of Culture in Animals*. Princeton University Press, Princeton
- Bonnet C (1769) *La palingénésie philosophique*. 2 Bde Philibert C, Chirol B, Geneva
- Born M (1949) *Natural Philosophy of Cause and Chance*. Oxford University Press, London
- Boucot AJ (1978) Community evolution and rates of cladogenesis. *Evol Biol* 11: 454–655
- Bourdier F (1969) Geoffroy Saint-Hilaire versus Cuvier: the campaign for paleontological evolution (1825–1838), in Schnee (1969), S 36–61
- Boveri Th (1903) Über den Einfluß der Samenzelle auf die Larvencharaktere der Echiniden. *Roux's Arch* 16: 356
- (1904) *Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns*. G Fischer, Jena
- Bowler Peter J (1973) Buffon and Bonnet: theories of generation and the problem of species. *J Hist Biol* 6: 259–281
- (1974a) Darwin's concept of variation. *J Hist Med Allied Sci* 29: 196–212
- (1974b) Evolutionism in the Enlightenment. *Hist Sci* 12: 159–183
- (1975) The changing meaning of „evolution“. *J Hist Ideas* 36: 95–114
- (1976) *Fossils and Progress*. New York: Science History Publications
- (1977a) Edward Drinker Cope and the changing structure of evolutionary theory. *Isis* 68: 249–265
- (1977b) Darwinism and the argument from design: suggestions for a reevaluation. *J Hist Biol* 10: 29–43
- (1978) Hugo de Vries and Thomas Hunt Morgan: the mutation theory and the spirit of Darwinism. *Ann Sci* 35: 55–73

- (1979) Theodor Eimer and orthogenesis: evolution by „definitely directed variation“. *J Hist Med Allied Sci* 34: 40–73
- Bowler PJ (1983) *The Eclipse of Darwinism. Anti-Darwinian Evolution Theories in the Decades Around 1900*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD
- Boycott AE, Diver C (1923) On the inheritance of sinistrality in *Limnaea peregra*. *Proc Roy Soc London*, Ser B, 95: 207–213
- Boycott AE et al (1930) The inheritance of sinistrality in *Limnaea peregra*. *Phil Trans Roy Soc London*, Ser B, Bd 219: 51–131
- Boyle Robert (1674) *About the Excellency and Grounds of a Mechanical Hypothesis, Some Considerations Occasionally Proposed to a Friend*. Printed by TN for Henry Herrington, London
- Brachet Jean (1957) *Biochemical Cytology*. Academic Press, New York
- Brandon RN (1978) Adaptation and evolutionary theory. *Stud Hist Phil Sci* 9: 181–206
- Bräuning-Oktavio H (1956) Vom Zwischenkieferknochen zur Idee des Typus: Goethe als Naturforscher in den Jahren 1780–1786. *Nova Acta Leopoldina* NS 126: 1–144
- Bremekamp CEB (1953a) Linné's significance for the development of phytophagy. *Taxon* 2: 57–67
- (1953b) A re-examination of Cesalpino's classification. *Acta Bot Neerl* 1: 580–593
- (1953c) Linné's views on the hierarchy of the taxonomic groups. *Acta Bot Neerl* 2: 242–253
- Bridges CB (1916) Non-disjunction as proof of the chromosome theory of heredity. *Genetics* 1: 1–52, 107–163
- Brillouin L (1962) *Science and Information Theory*. 2 Aufl. Academic Press, New York
- Brink RA (ed) (1967) *Heritage from Mendel*. University of Wisconsin Press, Madison
- Bronowski J, Mazlish B (1960) *The Western Intellectual Tradition*. Harper & Row, New York
- Brunet P (1929) *Maupertuis*. A. Blanchard, Paris
- Brush SG (1978) Nettie M Stevens and the determination of sex determination by chromosomes. *Isis* 69: 163–172
- Buch Leopold von (1825) *Physicalische Beschreibung der Canarischen Inseln*. Kgl Akad Wiss, Berlin, S 132–133
- Buchdahl G (1973) Leading principles and induction: the methodology of Matthias Schleiden, in Giere and Westfall (1973), S 23–52
- Buddenbrock W (1930) *Biologische Grundprobleme und ihre Meister*. Borntraeger, Berlin
- Buffetaut E (1979) The evolution of the crocodilians. *Sci Amer* 241 (Okt.): 130–144
- Buffon Georges Louis (1749–1804) *Histoire naturelle, générale et particulière*. 44 Bde, Imprimerie Royale, puis Plassan, Paris
- (1779) Les époques de la nature. (Kritische Ausgabe von J Roger 1962. *Mém Mus Nat d'Hist Nat*, Ser C, 10: i–clii, 1–343.)
- (1954) *Oeuvres philosophiques*, ed J Piveteau. Presses Universitaires de France, Paris
- Bumpus HC (1896) The variations and mutations of the introduced sparrow, *Passer domesticus*, in *Biol Lectures, Marine Biol Lab, Wood's Hole* (1896–1897), S 1–15
- (1899) The elimination of the unfit as illustrated by the introduced sparrow *Passer domesticus*, in *Biol Lectures, Marine Biol Lab, Wood's Hole* (summer session 1897 and 1898)
- Burchfield Joe D (1975) *Lord Kelvin and the Age of the Earth*. Science History Publications, New York
- Burkhardt RW jr (1977) *The Spirit of System: Lamarck and Evolutionary Biology*. Cambridge University Press, Cambridge
- (1980) Lamarckism in Britain and the United States, in Mayr and Provine (1980), S 343–352
- Burt BL (1966) Adanson and modern taxonomy. *Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh* 26: 427–431
- Bury JB (1920) *The Idea of Progress, An Inquiry into Its Growth and Origin*. (Nachdr. 1955. Dover, New York)
- Bush GL (1975) Modes of animal speciation. *Ann Rev Ecol Syst* 6: 339–364
- Butterfield Herbert (1931) *The Whig Interpretation of History*. Bell, New York (Nachdr. 1965. Norton Library, New York)
- (1957) *The Origins of Modern Science, 1300–1800*. Bell, London (Nachdr. 1965. New York: Free Press)
- Cahn Th (1962) *La vie et l'oeuvre d'Etienne Geoffroy Saint-Hilaire*. Presses Universitaires de France, Paris

- Cain Arthur J (1954) *Animal Species and Their Evolution*. Hutchinson's University Library, London.
(dt.: *Die Tierarten und ihre Entwicklung*. G Fischer, Frankfurt/M 1959)
- (1958) Logic and memory in Linnaeus's system of taxonomy. *Proc Linn Soc London* 169: 144–163
 - (1959a) Deductive and inductive methods in post-Linnaean taxonomy. *Proc Linn Soc London* 170: 185–217
 - (1959b) Taxonomic concepts. *Ibis* 101: 302–318
 - and Harrison GA (1958) An analysis of the taxonomist's judgment of affinity. *Proc Zool Soc London* 131: 85–98
 - (1960) Phyletic weighting. *Proc Zool Soc London* 135: 1–31
- Cairns J, Stent GS, Watson JD (1966) *Phage and the Origins of Molecular Biology*. (Delbrück Festschrift.) Cold Spring Harbor Lab of Quantitative Biology
- Cajander AK (1921) Einige Reflexionen über die Entstehung der Arten insbesondere innerhalb der Gruppe der Holzgewächse. *Acta Forest Fenn* 21: 1–21
- Cameron HC (1952) *Sir Joseph Banks: The Autocrat of the Philosophers*. Batchwork Press, London
- Camp WH, Gilly CL (1943) The structure and origin of species. *Brittonia* 4: 323–385
- Campbell B (ed) (1972) *Sexual Selection and the Descent of Man, 1871–1971*. Aldine, Chicago
- (1974) *Human Evolution: An Introduction to Man's Adaptations*. Aldine, Chicago
- Candolle A de (1855) *Géographie botanique raisonnée*, Bde 1–2. Bibliothèque Universelle, Paris
- (1862) *Etude sur l'espèce, à l'occasion d'une révision de la famille des cupulifères*. Bibliothèque Universelle, Paris
- Cannon WA (1902) A cytological basis for the Mendelian laws. *Bull Torrey Bot Club* 29: 657; 30: 133–172, 519–543
- Cannon Walter F (1960) The Uniformitarian-Catastrophist debate. *Isis* 51: 38–55
- (1961) The impact of uniformitarianism: two letters from John Herschel to Charles Lyell, 1836–37. *Proc Amer Phil Soc* 105: 301–314
 - (Susan Faye) (1978) *Science in Culture: The Early Victorian Period*. Dawson and Science History Publications, New York
- Caplan Arthur L (1976) Ethics, evolution, and the milk of human kindness. *Hastings Center Report* (April 1976). Nachdr in Caplan AL (ed) (1978a), *The Sociobiology Debate*. Harper & Row, New York
- Caplan AL (1977) Tautology, circularity, and biological theory. *Am Nat* 111: 390–393
- (1978b) Testability, disreputability, and the structure of the modern synthetic theory of evolution. *Erkenntnis* 13: 261–278. (S auch *Amer Nat* 111: 390–393)
- Carlquist Sherwin (1965) *Island Life: A Natural History of the Islands of the World*. Natural History Press, Garden City
- (1974) *Island Biology*. Columbia University Press, New York
 - (1975) *Ecological Strategies of Xylem*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles
- Carlson EA (1966) *The Gene: A Critical History*. Saunders, Philadelphia
- (1972) HJ Muller ist Titel des Beitrags (1890–1967). *Genetics* 70: 1–30
 - (1974) The *Drosophila* group: the transition from the Mendelian unit to the individual gene. *J Hist Biol* 7: 31–48
- Carr EH (1961) *What Is History?* Macmillan, London (Nachdr 1964. Penguin Books, Harmondsworth)
- Carson Hampton L (1975) The genetics of speciation at the diploid level. *Amer Nat* 109: 83–92
- (1976) The unit of genetic change in adaptation and speciation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 63: 210–223
 - Hardy DE, Spieth HT, Stone WS (1970) The evolutionary biology of the Hawaiian *Drosophilidae*, in *Essays in Evolution and Genetics in Honor of Theodosius Dobzhansky*. Appleton-Century-Crofts, New York, S 437–543
 - Kaneshiro KY (1976) *Drosophila* of Hawaii: Systematics and ecological genetics. *Ann Rev Ecol Syst* 7: 311–345
- Caspari E (1948) Cytoplasmic inheritance. *Adv Genet.* 2: 1–66
- Caspersson T, Zech L (eds) (1972) *Chromosome Identification*. Nobel Foundation, Stockholm; Academic Press, New York
- Cassirer Ernst (1950) *The Problem of Knowledge: Philosophy, Science, and History since Hegel*. Yale University Press, New Haven and London

- (1951) *The Philosophy of the Enlightenment*, trans Fritz CA Koelln and James P Pettegrove. Princeton University Press, Princeton
- Castle WE (1903) The laws of heredity of Galton and Mendel, and some laws governing race improvement by selection. *Proc Amer Acad Arts Sci* 39: 233–242
- (1951) The beginnings of Mendelism in America, in Dunn (1951), S 59–76
- Caullery M (1931) *L'évolution*. Payot, Paris
- Casey Robert (1977) *The Unity of Science*. D Reidel, Dordrecht
- Cesalpino A (1593) *De plantis libri XVI*. Florence
- Chamberlin TC (1890) The method of multiple working hypotheses. *Science* 15: 92 (siehe auch *Science* 148: 754–759)
- Chargaff E (1950) Chemical specificity of nucleic acid and mechanism of their enzymatic degradation. *Experientia* 6: 201–209
- (1971) Preface to a grammar of biology. *Science* 172: 637–642
- Chatton H (1925) *Pansporella perplexa*. *Ann sci nat Zool* 8: 5
- Chetverikov SS (1926) On certain aspects of the evolutionary process from the standpoint of modern genetics. *J Explt Biol* (Russ.) A2: 3–54. (Engl Übers [1961]. *Proc Amer Phil Soc* 105: 167–195)
- (1927) Über die genetische Beschaffenheit wilder Populationen. *Verhandlungen d V Internat Kongres f Vererbungswissenschaft Berlin*. 2: 1499–1500. Borntraeger, Leipzig
- Churchill FB (1968) August Weismann and a break from tradition. *J Hist Biol* 1: 91–112
- (1970) Hertwig, Weismann, and the meaning of reduction division, circa 1890. *Isis* 61: 429–457
- (1974) William Johannsen and the genotype concept. *J Hist Biol* 7: 5–30
- (1976) Rudolf Virchow and the pathologist's criteria for the inheritance of acquired characteristics. *J Hist Med* 31: 117–148
- (1979) Sex and the single organism: biological theories of sexuality in mid-nineteenth century. *Stud Hist Biol* 3: 139–177
- Clark RB (1964) *Dynamics in Metazoan Evolution: The Origin of the Coelum and Segments*. Oxford University Press, Oxford
- Clarke B (1962) Balanced polymorphism and the diversity of sympatric species, in *Taxonomy and Geography*. Systematics Association Publ., no. 4, S 47–70
- (1975a) The contribution of ecological genetics to evolutionary theory: detecting the direct effects of natural selection on particular polymorphic loci. *Genetics Suppl* 79: 101–113
- Clausen J (1951) *Stages in the Evolution of Plant Species*. Cornell University Press, Ithaca, NY
- Cleland RE (1972) *Oenothera: Cytogenetics and Evolution*. Academic Press, New York
- Clifford HT, Stephenson W (1975) *An Introduction to Numerical Classification*. Academic Press, New York
- Cloyd EL (1972) *James Burnett, Lord Monboddo*. Clarendon Press, Oxford University Press, London
- Cock AG (1973) William Bateson, Mendelism, and biometry. *J Hist Biol* 6: 1–36
- (1977) Bernard's symposium – the species concept in 1900. *Biol J Linn Soc* 9: 1–30
- Cody Martin L, Diamond Jared M (1975) *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Belknap Press, Cambridge
- Cohen IB (1984) (in press) Three notes on the reception of Darwin's ideas on natural selection. *J Hist Biol*
- Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology (1978) Vol 42: Chromatin (2 Bde). Cold Spring Harbor Laboratory
- Cole FJ (1926) *The History of Protozoology*. University of London Press, London
- (1944) *A History of Comparative Anatomy, From Aristotle to the Eighteenth Century*. Macmillan, London
- Coleman W (1962) Lyell and the „reality“ of species. *Isis* 53: 325–338
- (1964) *Georges Cuvier, Zoologist*. Harvard University Press, Cambridge
- (1965) Cell, nucleus, and inheritance: an historical study. *Proc Amer Phil Soc*. 109: 124–158
- (1970) Bateson and chromosomes: conservative thought in science. *Centauros* 15: 228–314
- (1971) *Biology in the Nineteenth Century: Problems of Form, Function, and Transformation*. John Wiley & Sons, New York
- (1973) Limits of the recapitulation theory: Carl Friedrich Kielmeyer's critique of the presumed parallelism of earth history, ontogeny, and the present order of organisms. *Isis* 64: 341–350
- (1976) Morphology between type concept and descent theory. *J Hist Med Allied Sci* 31: 149–175

- (1980) Morphology in the evolutionary synthesis, in Mayr and Provine (1980), S 174–180
- (ed) (1967) *The Interpretation of Animal Form*. Johnson Reprint Corp, New York and London
- Collingwood RG (1939) *An Autobiography*. Oxford University Press, Oxford
- Colp R (1977) *To Be an Invalid*. University of Chicago Press, Chicago
- Coluzzi M, Sabatini A, Petracca V, Di Deco MA (1977) Behavioral differences between mosquitoes with different inversion karyotypes in polymorphic populations of the *Anopheles gambiae* complex. *Nature* 266: 832–833
- Condorcet MJN (1796) *Esquisse d'un tableau historique des progrès de l'esprit humain* (dt. *Entwurf einer historischen Darstellung der Fortschritte des menschlichen Geistes*. Europ Verlagsanstalt, Frankfurt, 1963)
- Conklin HC (1962) Lexicographical treatment of folk taxonomies. *Int J Amer Linguistics* 28: 119–141
- Conry Y (1974) *L'introduction du darwinisme en France au XIXe siècle*. Vrin, Paris
- (1980) L'idée d'une 'marche de la nature' dans la biologie pré-Darwinienne au XIXe siècle. *Rev Hist Sci* 33: 97–149
- Cope Edward Drinker (1887) *The Origin of the Fittest*.
- (1896) *The Primary Factors of Organic Evolution*. Chicago
- Corliss JO (1978–1979) A salute to fifty-four great microscopists of the past: a pictorial footnote to the history of protozoology. Teil 1 (1978) *Trans Amer Micr Soc* 97: 419–458; Teil 2 (1979) *Trans Amer Micr Soc* 98: 26–58
- Correns C (1900) Mendel's Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. *Ber Dtsch Bot Ges* 18: 158–168
- (1902) Scheinbare Ausnahme von der Mendelschen Spaltungsregel für Bastarde. *Ber Dtsch Bot Ges* 20: 159–172
- (1905) Gregor Mendel's Briefe an Carl Nägeli, 1866–1873. *Abh Math-Phys Kl K Sächs Ges Wiss* 29: 189–265
- (1924) *Gesammelte Abhandlungen zur Vererbungswissenschaft, 1899–1924*, ed F v Wettstein. Springer, Berlin
- Wettstein F v (1937) Nicht mendelnde Vererbung. *Handb Vererb Wiss* Berlin II H, S 1–158
- Cowan Ruth Schwartz (1972) Francis Galton's contributions to genetics. *J Hist Biol* 5: 389–412
- (1977) Nature and nurture: the interplay of biology and politics in the work of Francis Galton. *Stud Hist Biol I*: 133–208
- Cravens H (1978) *The Triumph of Evolution: American Scientists and the Heredity-Environment Controversy, 1900–1941*. University of Pennsylvania Press, Philadelphia
- Creighton HB, McClintock B (1931) A correlation of cytological and genetical crossing over in *Zea mays*. *Proc Nat Acad Sci* 17: 492–497
- Crick F (1966) *Of Molecules and Men*. University of Washington Press, Seattle
- Croce B (1913) *The Philosophy of Giambattista Vico*, übers Collingwood RG. Howard Latimer, London
- Crocker LG (1959) Diderot and eighteenth century French transformism, in Glass, Temkin, and Strauss (1959) S 114–143
- Croizat L (1958) *Panbiogeography*. Selbstverlag, Caracas
- (1964) *Space, Time, Form: The Biological Synthesis*. Selbstverlag, Caracas
- Nelson G, Rosen DE (1974) Centers of origin and related concepts. *Syst Zool* 23: 265–287
- Crombie AC (1950) The notion of species in Medieval philosophy and science. *Actes VI Cong Int d'Hist Sci* 1: 261–269
- (1952) *Augustine to Galileo*, Bde 1–2. London: Heinemann. (Nachdr 1961. Harvard University Press, Cambridge)
- (ed) (1965) *Scientific Change: Historical Studies in the Intellectual, Social, and Technical Conditions for Scientific Discovery and Technical Invention, from Antiquity to the Present*. Heinemann, London
- Cronquist A (1978) Once again, what is a species?, in *Biosystematics in Agriculture*. Allanheld, Osmun, and Co., Montclair NJ; John Wiley & Sons, New York S 3–20
- Crow JF, Kimura M (1970) *An Introduction to Population Genetics Theory*. Harper & Row, New York
- Crowther JG (1960) *Founders of British Science*. Cresset, London
- Cuellar O (1977) Animal parthenogenesis. *Science* 197: 837–843

- Cuénot L (1902) La loi de Mendel et l'hérédité de la pigmentation chez les souris. *Compt rend Acad Sci* 134: 779–791
- (1928) Génétique des Souris. *Bibl genetica* 4: 179–242
 - (1951) *L'évolution biologique: Les faits, Les incertitudes*. Masson, Paris
- Cuvier G (1812) *Recherches sur les ossements fossiles des quadrupèdes*, etc. 4 Bde. Déterville, Paris
- (1813) *Essay on the theory of the earth*. Edinburgh
 - Duméril C (1829) Rapport sur un mémoire de M Roulin ... *Ann des sci natur*. 17: 107–112
- Darden L (1976) Reasoning in scientific change: Charles Darwin, Hugo de Vries, and the discovery of segregation. *Stud Hist Phil Sci* 7: 127–169
- (1977) William Bateson and the promise of Mendelism *J Hist Biol* 10: 87–106
 - (1980) Theory construction in genetics, in Nickles T (ed), *Scientific Discovery: Case Studies*. D Reidel, New York, S 151–170
 - Maull Nancy (1977) Interfield theories. *Phil Sci* 44: 43–64
- Darlington CD (1932) *Recent Advances in Cytology*. P Blakiston's Sons, Philadelphia
- (1939) *The Evolution of Genetic Systems*. Cambridge University Press, Cambridge
 - (1959) *Darwin's Place in History*. Blackwell, Oxford
- Darlington PJ (1957) *Zoogeography*. John Wiley & Sons, New York
- (1959) Darwin and zoogeography. *Proc Amer Phil Soc* 103: 307–319
- Darwin C (1844) Essay (Zuerst veröffentlicht in F Darwin [1909])
- (1859) (24 Nov.). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection or the preservation of Favored Races in the Struggle for Life*. Murray, London (dt. *Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl oder die Erhaltung der begünstigten Rassen im Kampfe ums Dasein*. Benutzt wurde die Ausgabe Reclam, Stuttgart 1963)
 - (1861) An historical sketch of the progress of opinion on the origin of species. (In den späteren Auflagen von *Origin of Species*.) (dt. Geschichtlicher Überblick über die Entwicklung der Ansichten von der Entstehung der Arten. In der benutzten dt. Ausg. von *Die Entstehung der Arten* enthalten)
 - (1862) *The Various Contrivances by Which Orchids Are Fertilized by Insects*. Murray, London
 - (1868) *The Variation of Animals and Plants under Domestication*, Bde 1–2. Murray, London (dt. *Das Variieren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication*. E Schweizerbarth, Stuttgart 1868)
 - (1871) *The Descent of Man*. Murray, London (dt. *Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl*. 2 Bde Schweizerbarth, Stuttgart 1875)
 - (1872) *The Expression of the Emotions in Man and Animals*. Murray, London
 - (1933) *Charles Darwin's Diary of the Voyage of HMS „Beagle“*, ed N Barlow. Cambridge University Press, Cambridge
 - (1958) *The Autobiography of Charles Darwin*, ed Nora Barlow. Collins, London
 - (1960–1967) Darwin's notebooks on transmutation of species, ed G de Beer. *Bull Brit Mus (Nat Hist)* 2: 27–200; 3: 129–176 (Notebooks B, C, D, E)
 - (1963) Darwin's ornithological notes, ed G de Beer. *Bull Brit Mus (Nat Hist) Histor Ser* 2: 201–278
 - (1964) *On the Origin of Species* (Faksimile der 1. Aufl, ed Ernst Mayr) Harvard University Press, Cambridge
 - (1967) Darwin's notebooks. Von Darwin ausrangierte Seiten, ed G de Beer, MJ Rowlands, BM Skramovsky. *Bull Brit Mus (Nat Hist)* 3: 129–176
 - (1975) *Natural Selection*, ed RC Stauffer. Cambridge University Press, Cambridge
 - (1980) The Red Notebooks of Charles Darwin, ed Sandra Herbert. *Bull Brit Mus (Nat Hist) Histor Ser* 7: 1–168
 - Wallace AR (1958) *Evolution by Natural Selection*, ed G de Beer. Cambridge University Press, Cambridge
 - Wallace (1959) *Dokumente zur Begründung der Abstammungslehre vor 100 Jahren*. ed G Heberer. G Fischer, Stuttgart
- Darwin Erasmus (1796) *Zoonomia*. J Johnson, London
- Darwin F (1887) *The Life and Letters of Charles Darwin*, Bde 1–3. Murray, London (Nachdr 1969. Johnson Reprint Corp, New York) (dt. *Leben und Briefe von Charles Darwin*, mit einem seine Autobiographie enthaltenden Kapitel. E Schweizerbarth, Stuttgart 1887, 3 Bde)
- (1909) *The Foundations of the Origin of Species, by Charles Darwin*. Cambridge University Press, Cambridge

- Seward AC (1903) *More Letters of Charles Darwin*. 2 Bde Murray, London
- Daudin Henri (1926) *De Linné à Jussieu. Méthodes de la classification et idée de série en botanique et en zoologie (1740–1790)*. Felix Alcan, Paris
- (1926) *Cuvier et Lamarck: Les classes zoologiques et l'idée de série animale (1790–1830)*. 2 Bde Felix Alcan, Paris
- Davenport Charles B (1941) The early history of research with *Drosophila*. *Science* 93: 305–306
- Davidson Eric H, Britten Roy J (1979) Regulation of gene expression: possible role of repetitive sequences. *Science* 204: 1052–59
- Davis D Dwight (1955) (Comparative) Anatomy, in Schmidt KP (ed), S 618–622
- (1960) The proper goal of comparative anatomy, *Proc Cent Bicent Cong Biol*, Singapore, December 2–9, 1958, ed RD Purchon. University of Malaya Press, Singapore, S 44–50
- (1964) The giant panda: a morphological study of evolutionary mechanisms. *Fieldiana: Zool Memoirs* Chicago 3
- Davis PH, Heywood VH (1963) *Principles of Angiosperm Taxonomy*. Oliver & Boyd, Edinburgh and London
- Dawes Ben (1952) *A Hundred Years of Biology*. Gerald Duckworth, London
- Dawkins R (1976) *The Selfish Gene*. Oxford University Press, Oxford (dt. *Das egoistische Gen*. Springer, Berlin Heidelberg New York 1978)
- de Beer GR (ed) (1938) *Evolution: Essays on Aspects of Evolutionary Biology*. Clarendon Press, Oxford
- (1940) *Embryos and Ancestors*. Clarendon Press, Oxford (2. Aufl 1951)
- (1954) *Archaeopteryx Lithographica*. British Museum (Nat Hist) London (Siehe auch C Darwin [1960, 1967])
- Delage, Yves, Goldsmith M (1909) *Les théories de l'évolution*. Flammarion, Paris. (Engl. Übers BW Heusch. 1912. *The Theories of Evolution*. New York)
- Delbrück Max (1949) A physicist looks at biology. *Trans Conn Acad Arts Sci* 38: 173–190
- (1971) Aristotle-totle-totle, in J Monod and E Borek (eds) *Of Microbes and Life*. Columbia University Press, New York, S 50–55
- Demerec M (1938) Eighteen years of research on the gene. Carnegie Institute Washington, Publ no 501, S 295–314
- (1955) What is a gene – twenty years later. *Amer Nat* 89: 5–20
- (1967) Properties of genes, in Brink (1967), S 49–61
- Derham W (1713) *Physico-Theology, or, Demonstration of the Being and Attributes of God from His Works of Creation*. London
- Descartes R (1637) *Discours de la méthode pour bien conduire sa raison et chercher la vérité dans les sciences*. (dt. *Abhandlung über die Methode des richtigen Vernunftgebrauchs*. Reclam, Stuttgart 1961)
- Desmond A (1982) *Archetypes and Ancestors. Paleontology in Victorian England*. Blond and Briggs, London
- De Vries H (1889) *Intracelluläre Pangenesis*. Gustav Fischer, Jena. Engl. ed. 1910
- (1901–1903) *Die Mutationstheorie. Versuche und Beobachtungen über die Entstehung der Arten im Pflanzenreich*, Bd 1. *Die Entstehung der Arten durch Mutation*; Bd 2 *Elementare Bastardlehre*. Veit, Leipzig
- (1906) *Species and Varieties: Their Origin by Mutation*. 2 Aufl, Open Court Publishing Co, Chicago
- (1909) Variation, in Seward (1909), S 66–84
- (1910) Fertilization and hybridization. In: de Vries (1910) *Intracellular Pangenesis*. Open Court, Chicago
- Dewey John (1909) The influence of Darwinism on philosophy. *Pop Sci Month* 75: 90–98 (Nachdruck in Loewenberg BJ (1957) *Darwinism: Reaction or Reform*. Rinehart & Co, New York
- De Witt NW (1965) *Epicurus and His Philosophy*. University of Minnesota Press, Minneapolis
- Dexter RW (1979) The impact of evolutionary theories on the Salem group of Agassiz zoologists (Morse, Hyatt, Packard, Putnam). *Essex Institute Historical Collections* 115 (3): 144–171
- Diamond J (1966) Zoological classification system of a primitive people. *Science* 151: 1102–4
- Dickerson RE (1978) Chemical evolution and the origin of life. *Sci Amer* 239 (3): 70–86
- Diderot D (1749) *Lettre sur les aveugles*.
- (1754) *Pensées sur l'interprétation de la nature*.

- (1769) *Le rêve de d'Alembert* (dt. *Der Traum d'Alemberts*. Frömmann, Stuttgart 1923)
- Dijksterhuis EJ (1961) *The Mechanization of the World Picture*, übers. C Dikshoorn. Clarendon Press, Oxford
- Dillenberger J (1960) *Protestant Thought and Natural Sciences*. Doubleday, Garden City, NY
- Dirac PAM (1977) Heisenberg's influence on physics. *Commentarii* 3 (14): 1-15
- Dobell C (1960) *Antony van Leeuwenhoek and His „Little Animals“*. Dover, New York
- Dobzhansky Th (1935) A critique of the species concept in biology. *Phil Sci* 2: 344-355
- (1936) Position effects of genes. *Biol Rev* 11: 364-384
- (1937) *Genetics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York (dt. *Die genetischen Grundlagen der Artbildung*. G. Fischer, Jena 1939)
- (1951) *Genetics and the Origin of Species*. 3. Aufl, Columbia University Press, New York
- (1970) *Genetics of the Evolutionary Process*. Columbia University Press, New York
- (1972 [Rezension von Provine (1971)]. *Perspec. Biol Med* 1972: 645-646
- Epling C (1944) Contributions to the genetics, taxonomy, and ecology of *Drosophila pseudoobscura* and its relatives. Carnegie Inst Wash, Publ no 554, S 1-183
- Ayala FJ, Stebbins GL, Valentine JW (1977) *Evolution*. WH Freeman, San Francisco
- Dohrn Anton (1875) *Der Ursprung der Wirbeltiere und das Princip des Functionswechsels*. Engelmann, Leipzig
- Donahue J (1978) Review of *Heracleitean Fire: Sketches from a Life before Nature*, by Erwin Chargaff. *Nature* 276: 133
- Doncaster L, Raynor GH (1906) Breeding experiments with Lepidoptera. *Proc Zool Soc London* 1: 125-133
- Dougherty EC (ed) (1963) *The Lower Metazoa: Comparative Biology and Phylogeny*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles
- Doyle JA (1978) Origin of angiosperms. *Ann Rev Ecol Syst* 9: 365-392
- Driesch H (1899, 1901, 1909) *Philosophie des Organischen*. Quelle und Meyer, Leipzig
- (1905) *Der Vitalismus als Geschichte und als Lehre*. JA Barth, Leipzig
- (1951) *Lebenserinnerungen*. Ernst Reinhard, München und Basel
- Dubos René (1965) *Man Adapting*. Yale University Press, New Haven
- (1976) *The Professor, the Institute, and DNA*. Rockefeller University Press, New York
- Dunn ER (1922) A suggestion to zoogeographers. *Science* 56: 336-338
- Dunn LC (1965 a) *A Short History of Genetics*. McGraw-Hill, New York
- (1965 b) William Ernest Castle (1867-1962). *Biogr Mem Nat Acad Sci* 38: 31-80
- (1966) Xenia and the origin of genetics. *Proc Amer Phil Soc* 117: 105-111
- (1973) Wilhelm Ludwig Johannsen (1857-1927), in *Dict Sci Bio* 7: 113-115
- (ed) (1951) *Genetics in the Twentieth Century*. Macmillan, New York
- Durand JA (1978) L'idée d'évolution dans l'oeuvre d'Albert Gaudry (1827-1890) Dissertation, Université Paris VI
- Du Rietz GE (1930) The fundamental units of biological taxonomy. *Svensk Bot Tidskrift* 24: 333-428
- Düring I (1966) *Aristoteles, Darstellung und Interpretation seines Denkens*. Carl Winter, Heidelberg
- Edwards WN (1967) *The Early History of Paleontology*. British Museum (Natural History), London
- Egerton FN (1968) Studies of animal populations from Lamarck to Darwin. *J Hist Biol* 1: 225-259
- (1973) Changing concepts of the balance of nature. *Quart Rev Biol* 48: 322-350
- (1975) Aristotle's population biology. *Arethusa* 8: 307-330
- Ehrendorfer F (ed) (1970) Biosystematics at the crossroads. *Taxon* 19: 137-304
- Ehrlich PR, Raven PH (1965) Butterflies and plants: a study in co-evolution. *Evolution* 18: 586-608
- (1969) Differentiation of populations. *Science* 165: 1228-32
- Eichler Wolfdietrich (1968) Kritische Einwände gegen die Hennigsche kladistische Systematik. *Biol Rdsch* 16: 175-185
- Eigen M (1971) The hypercycle. *Naturwiss* 58: 465, 519
- Schuster P (1977-1978) The hypercycle. *Naturwiss* 64: 541-565; 65: 7-41, 341-369
- Winkler Ruthild (1975) *Das Spiel, Naturgesetze steuern den Zufall*. R Piper & Co, München
- Eimer Th (1888) *Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererbung erworbener Eigenschaften*. I. Gustav Fischer, Jena
- Eiseley LC (1958) *Darwin's Century*. Doubleday, New York

- (1959) Charles Darwin, Edward Blyth, and the theory of natural selection. *Proc Amer Phil Soc* 103: 94–158
- Eldredge Niles (1977) Trilobites and evolutionary patterns, in Hallam (1977) S 305–332
- Gould SJ (1972) Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism, in Schopf and Thomas (1972) S 82–115
- Ellegard A (1957) The Darwinian theory and nineteenth century philosophies of science. *J Hist Ideas* 18: 362–393
- (1958) *Darwin and the General Reader*. Göteborg: Göteborg Universitets Arsskrift
- Elsberg L (1876) On the plastidule hypothesis. *Proc Seventy-fifth Meeting Amer Assoc Adv Sci* 1876: 178–187
- Elton Charles S (1958) *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London
- Endler John A (1977) *Geographic Variation, Speciation, and Clines*. Princeton University Press, Princeton
- (1978) A predator's view of animal color patterns. *Evol Biol* 11: 319–364
- Engler A (1899) *Die Entwicklung der Pflanzengeographie in den letzten hundert Jahren. In Wissensch Beiträge zum Gedächtnis der hundertsten Wiederkehr des Antritts von A von Humboldt's Reise nach Amerika*. Gesellschaft für Erdkunde, Berlin
- (1914) Pflanzengeographie, in *Kultur der Gegenwart*, Teil 2, Abschn 4, 4: 187–263
- Eyde Richard H (1975) The foliar theory of the flower. *Amer Sci* 63: 430–437
- Eyles JM (1969) William Smith: some aspects of his life and work, in Schneer (1969), S 142–158
- Falconer DS (1960) *Introduction to Quantitative Genetics*. Oliver & Boyd, Edinburgh and London
- Farber Paul L (1972) Buffon and the concept of species. *J Hist Biol* 5: 259–284
- (1975) Buffon and Daubenton: divergent traditions within the Histoire Naturelle. *Isis* 66: 63–74
- (1977) The development of taxidermy and the history of ornithology. *Isis* 68: 550–566
- Farley J (1974) The initial reactions of French biologists to Darwin's *Origin of Species*. *J Hist Biol* 7: 275–300
- (1977) *The Spontaneous Generation Controversy from Descartes to Oparin*. John Hopkins University Press, Baltimore and London
- Ferguson A (1976) Can evolutionary theory predict? *Amer Nat* 110: 1101–4
- Ferris GF (1928) *The Principles of Systematic Entomology*. Stanford University Press, Stanford, Calif
- Feyerabend P (1975) *Against Method* NLB, London
- Fichman M (1977) Wallace: zoogeography and the problem of land bridges. *J Hist Biol* 10: 45–63
- Fischer Hermann (1929) *Mittelalterliche Pflanzenkunde*. Georg Olms, Hildesheim
- (1967) *Conrad Gessner, Universalgelehrter, Naturforscher, Arzt*. Orell Füssli, Zürich
- Fisher RA (1918) The correlations between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Trans Roy Soc Edinburgh* 52: 399–433
- (1922) On the dominance ratio. *Proc Roy Soc Edinburgh* 42: 321–341
- (1930) *The Genetical Theory of Natural Selection*. Clarendon Press, Oxford (Überarb Ausg 1958. Dover, New York)
- (1959) Natural selection from the genetical standpoint. *Aust J Sci* 22: 16–17
- Fleischmann Albert (1901) *Die Descendenztheorie*. Arthur Georgi, Leipzig
- Flemming Walter (1882) *Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung*. F Vogel, Leipzig
- Florkin M (1972 ff.) *A History of Biochemistry*. 4 Bde Elsevier, New York
- Forbes E (1846) On the connection between the distribution of the existing fauna and flora of the British Isles and the geological changes which have affected their area, especially during the epoch of the Northern Drift. *Mem Geological Survey, Great Britain*, Bd 1. London
- Ford EB (1964) *Ecological Genetics*. Methuen, London
- Forster JR (1778) *Observations Made during a Voyage round the World*. London
- Foster WD (1965) *A History of Parasitology*. Livingstone, Edinburgh and London
- Fothergill PG (1952) *Historical Aspects of Organic Evolution*. Hollis & Carter, London
- Foucault M (1966) *Les mots et les choses: Une archéologie des sciences humaines*. Gallimard, Paris. (Engl Übers 1971. *The Order of Things*. New York)
- Fox GE et al (1980) The phylogeny of prokaryotes. *Science* 209: 457–463
- Fox SW, Dose K (1979) *Molecular Evolution and the Origin of Life*. Überarb Ausg Dekker, New York
- Franz Victor (1920) *Die Vervollkommnung in der lebenden Natur: Eine Studie über ein Naturgesetz*. Gustav Fischer, Jena

- (1935) *Der biologische Fortschritt*. Gustav Fischer, Jena
- Frazer JG (1909) Some primitive theories of the origin of man, in Seward (1909) S 152–170
- Frazzetta TH (1975) *Complex Adaptations in Evolving Populations*. Sinauer Associates, Sunderland, Mass
- Freeman D (1974) The evolutionary theories of Charles Darwin and Herbert Spencer. *Curr Anthropol* 15: 211–237
- Freeman K (1946) *The Presocratic Philosophers*. Blackwell, Oxford
- Froggatt P, Newin NC (1971) The „law of ancestral heredity“ and the Mendelian-ancestrian controversy in England, 1889–1906. *J Med Gen* 8: 1–36
- (1972) Galton's Law of Ancestral Heredity: its influence on the early development of human genetics. *Hist Sci* 10: 1–27
- Fruton JS (1972) *Molecules and Life*. Wiley-Interscience, New York
- Futuyma, Douglas J (1979) *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates, Sunderland, Mass
- Mayer, Gregory C (1980) Non-allopatric speciation in animals. *Syst Zool* 29 (3): 254–271
- Gadow H (1913) *The Wanderings of Animals*. GP Putnam's Sons, New York
- Gaissinovitch AE (1973) Problems of variation and heredity in Russian biology in the late nineteenth century. *J Hist Biol* 6: 97–123
- Galton Francis (1872) On blood relationships. *Proc Roy Soc* 20: 394–402
- (1876) A theory of heredity. *J Anthropol Inst Great Britain and Ireland* 5: 329–348
- (1894) Discontinuity in evolution. *Mind* NS 3: 362–372
- Gardiner P (1952) *The Nature of Historical Explanation*. Oxford University Press, London
- Gardner Eldon J (1960) *History of Biology*. Burgess Publishing Co, Minneapolis, Minn
- Garrod AE (1909) *Inborn Errors of Metabolism*. Frowde & Hodder, London
- Gaupp Ernst (1917) *August Weismann: Sein Leben und sein Werk*. Gustav Fischer, Jena
- Gay Peter (1966) *The Enlightenment: An Interpretation*. Alfred Knopf, New York
- Gegenbaur Carl (1859, 1870) *Grundzüge der Vergleichenden Anatomie*. 1. und 2. Aufl. Leipzig
- Geikie A (1897) *The Founders of Geology*. London
- Geison GL (1969) Darwin and heredity: the evolution of his hypothesis of pangenesis. *J Hist Med Allied Sci* 24: 375–411
- Generoso WM et al (eds) (1980) *DNA Repair and Mutagenesis in Eukaryotes*. Plenum Books, New York
- Geoffroy St Hilaire Isidore (1830) *Principes de philosophie zoologique discutés en Mars 1830*. Pichon, Paris
- (1847) *Vie, travaux, et doctrine scientifique d'Etienne Saint-Hilaire par son fils*. Bertrand, Paris
- Ghiselin Michael T (1969) *The Triumph of the Darwinian Method*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles
- (1971–1972) The individual in the Darwinian revolution. *New Lit Hist* 3: 123
- (1972) [Rezension von Provine (1971)]. *Science* 175: 507
- (1974a) *The Economy of Nature and the Evolution of Sex*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles
- (1974b) A radical solution to the species problem. *Syst Zool* 23: 536–544
- (1975) The rational of pangenesis. *Genetics* 79: 47–57
- Jaffe L (1973) Phylogenetic classification in Darwin's monograph on the subclass *Cirripedia*. *Syst Zool* 22: 132–140
- Giere RN, Westfall RS (eds) (1973) *Foundations of Scientific Method: The Nineteenth Century*. Indiana University Press, Bloomington and London
- Gilbert SF (1978) The embryological origins of the gene theory. *J Hist Biol* 11: 307–351
- Gillespie NC (1979) *Charles Darwin and the Problem of Creation*. University of Chicago Press, Chicago and London
- Gillispie CC (1951) *Genesis and Geology: The Impact of Scientific Discoveries upon Religious Beliefs in the Decades before Darwin*. Harper & Brothers, New York
- Gilmour JSL (1940) Taxonomy and philosophy, in Huxley JS (1940) S 461–474
- (1951) The development of taxonomic theory since 1851. *Nature* 168: 400–402
- Gilson E (1960) *The Christian Philosophy of St Augustine*. Random House, New York
- Gingerich Philip D (1976) Paleontology and phylogeny: patterns of evolution at the species level in early tertiary mammals. *Amer J Science* 276: 1–28

- (1977) Patterns of evolution in the mammalian fossil record, in Hallam (1977), S 469–500
- (1979) Paleontology, phylogeny, and classification: an example from the mammalian record. *Syst Zool* 28: 451–464
- Glacken, Clarence J (1967) *Traces on the Rhodian Shore. Nature and Culture in Western Thought from Ancient Times to the End of the Eighteenth Century*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles
- Glass B (1959 a) The germination of the idea of biological species, in Glass, Temkin, and Strauss (1959), S 30–50
- (1959 b) Maupertuis, pioneer of genetics and evolution, in Glass, Temkin, and Strauss (1959), S 51–83
- Glass Bentley, Temkin O, Strauss WL Jr (eds) (1959) *Forerunners of Darwin, 1745–1859*. Johns Hopkins University Press, Baltimore
- Glick TF (ed) (1974) *The Comparative Reception of Darwinism*. University of Texas Press, Austin and London
- Gloger CL (1827) Etwas über die der Aufstellung neuer Vogelarten durch Hn. Brehm zu Grunde liegende Ansicht. *Isis von Oken* 20, col 688
- (1833) *Das Abändern der Vögel durch Einfluß des Klimas*. August Schulz, Breslau
- Goethe W (1795) *Erster Entwurf einer allgemeinen Einleitung in die vergleichende Anatomie*. (Veröffentlicht 1820. *Morphologie* 1 [2].)
- (1807) *Bildung und Umbildung organischer Naturen*
- Goldschmidt R (1938) *Physiological Genetics*. McGraw-Hill, New York
- (1940) *The Material Basis of Evolution*. Yale University Press, New Haven
- (1955) *Theoretical Genetics*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles
- Goodfield June (1974) Changing strategies: a comparison of reductionist attitudes in biological and medical research in the nineteenth and twentieth centuries, in Ayala and Dobzhansky (1974), S 65–86
- Gotthelf Allan (1976) Aristotle's conception of final causality. *Rev Metaphysics* 30: 226–254
- Goudge TA (1961) *The Ascent of Life*. University of Toronto Press, Toronto
- (1965) Another look at emergent evolutionism. *Dialogue* 4: 273–285
- Gould SJ (1970) Evolutionary paleontology and the science of form. *Earth-Science Reviews* 6: 77–119. (Siehe auch *Amer Zool* 15: 294–481)
- (1977 a) *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press, Belknap Press, Cambridge
- (1977 b) The return of hopeful monsters. *Nat Hist* 86 (June-July): 22–30
- (1979) A quahog is a quahog. *Nat Hist* 88 (7) (August–September): 18–26
- Grant Verne (1957) The plant species in theory and practice, in Mayr (1957) S 39–80
- (1964) *The Architecture of the Germ Plasm*. John Wiley & Sons, New York
- (1971) *Plant Speciation*. Columbia University Press, New York
- (1975) *Genetics of Flowering Plants*. Columbia University Press, New York
- (1977) *Organismic Evolution*. WH Freeman, San Francisco
- Grassé PP (1977 a) *Evolution of Living Organisms*. Academic Press, New York (Übers. von *L'évolution du vivant* [1973] Albin Michel, Paris)
- (1977 b) Les gènes en surimpression: une priorité. *CR Acad Sci, Paris Ser D*, 284: 141–142
- Grassle JP, Grassle JF (1976) Sibling species in the marine pollution indicator *Capitella* (Polychaeta). *Science* 192: 567–569
- Gray Asa (1876) *Darwiniana*. D Appleton, New York (Nachdr 1963. Harvard University Press, Cambridge)
- Gray James (1953) *How Animals Move: The Royal Institution Christmas Lectures 1951*. Cambridge University Press, Cambridge
- Green JR (1909) A history of botany 1860–1900, being a continuation of Sachs „History of Botany“, 1530–1860. (Faksimile Nachdr 1967. Russell & Russell, New York)
- Greene EL (1912) *Carolus Linnaeus*. Christopher Sower, Philadelphia
- Greene John C (1959) *The Death of Adam: Evolution and Its Impact on Western Thought*. University of Iowa Press, Iowa City
- (1967) Review of M Foucault's *Les mot et les choses*. *Social Science Information* 6 (4): 131–138
- (1971) The Kuhnian paradigm and the Darwinian revolution, in Roller (1971), S 3–25
- (1975) Reflections on the progress of Darwin studies. *J Hist Biol* 8: 243–273
- (1977) Darwin as a social evolutionist. *J Hist Biol* 10: 1–27

- (1981) *Science, Ideology, and World View*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles
- Greene MT (1982) *Geology in the Nineteenth Century*. Cornell University Press, Ithaca, NY, and London
- Gregory F (1977) *Scientific Materialism in Nineteenth Century Germany*. D Reidel, Dordrecht and Boston
- Gregory MS, Silvers A, Dutch D (eds) (1978) *Sociobiology and Human Nature*. Jossey-Bass, San Francisco
- Gregory WK (1914) Convergence and allied phenomena in the mammalia. *Trans Brit Assoc Adv Sci* Report on the 83rd meeting. Birmingham, 1913
- (1936) On the meaning and limits of irreversibility of evolution. *Amer Nat* 70: 517–528
- Grell KG (1972) *Trichoplax*: Eibildung, Furchung. *Z Morphol Tiere* 73: 297–314
- Grell RF (1978) Time of recombination in the *Drosophila melanogaster* oocyte: evidence from a temperature-sensitive recombination-deficient mutant. *Proc Nat Acad Sci* 75: 3351–54
- (ed) (1974) *Mechanisms in Recombination*. Plenum Press, New York
- Grene M (1959) Two evolutionary theories. *Brit J Phil Sci* 9: 110–127, 185–193
- (1963) *A Portrait of Aristotle*. Faber, London
- Gressitt JL (1956) Some distribution patterns of Pacific Island faunae. *Syst Zool* 5: 11–47
- Gruber HE (1974) *Darwin on Man*. Dutton, New York
- Grun P (1976) *Cytoplasmic Genetics and Evolution*. Columbia University Press, New York
- Gulick A (1932) Biological peculiarities of oceanic islands. *Quart Rev Biol* 7: 405–427
- Gulick JT (1872) Diversity of evolution under one set of external conditions. *J Linn Soc of London, Zoology* 11: 496–505
- (1888) Divergent evolution through cumulative segregation. *J Linn Soc* 20: 189–274, 312–380
- Guppy HB (1906) Observations of a naturalist in the Pacific between 1891 and 1899. Vol 2 (*Plant Dispersal*). Macmillan, London
- Gustafson A (1969) The life of Gregor Johann Mendel – tragic or not? *Hereditas* 62: 239–258
- Guthrie WKC (1965) *A History of Greek Philosophy*. Cambridge University Press, Cambridge
- Guyénot E (1941) *Les sciences de la vie aux XVII^e et XVIII^e siècles: L'idée d'évolution*. Albin Michel, Paris
- Haber FC (1959) Fossils and the idea of a process of time in natural history, in Glass, Temkin, and Strauss (1959), S 222–261
- Haeckel E (1866) *Generelle Morphologie der Organismen: Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie*. 2 Bde Georg Reimer, Berlin
- (1868) *Natürliche Schöpfungsgeschichte*. Georg Reimer, Berlin
- (1875) *Ziel und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte*. Hermann Duffl, Jena
- (1876) *Die Perigenesis der Plastidule oder die Wellenzeugung der Lebensteilchen*. Berlin
- Haffer J (1974) *Avian Speciation in Tropical South America*. Nuttall Ornithological Club Publ no 14, Cambridge, Mass
- Hagberg K (1939) *Carl Linnaeus*. Stockholm (Engl Ausg 1952. Jonathan Cape, London)
- Hagemann R (1964) *Plasmatische Vererbung*. Gustav Fischer, Jena
- Haldane JBS (1924–1932) A mathematical theory of natural and artificial selection. 9 parts. *Trans Proc Camb Phil Soc*
- (1929) The Origin of life. *Rationalist Ann*: 3
- (1932) *The Causes of Evolution*. Longmans, Green, New York
- (1937) The effect of variation on fitness. *Amer Nat* 71: 337–349
- (1949) Human evolution: past and future, in Jepsen, Mayr, and Simpson (1949) S 405–418
- (1957) The cost of natural selection. *J Genetics* 55: 511–524
- Hall AR (1954) *The Scientific Revolution, 1500–1800: The Formation of the Modern Scientific Attitude*. Longmans, Green, London
- Hall TS (1969) *Ideas of Life and Matter*. 2 Bde University of Chicago Press, Chicago
- Hallam A (1973) *A Revolution in the Earth Sciences: From Continental Drift to Plate Tectonics*. Clarendon Press, Oxford
- (ed) (1977) *Patterns of Evolution as Illustrated by the Fossil Record*. Elsevier, Amsterdam and New York
- Haller MH (1963) *Eugenics*. Rutgers University Press, New Brunswick

- Halvorson Harlyn O, Van Holde KE (eds) (1980) *The Origins of Life and Evolution*. Alan R Liss, New York
- Hamburger Viktor (1980) Evolutionary theory in Germany: a comment, in Mayr and Provine (1980) S 303–308
- Hamilton TH, Barth RH (1962) The biological significance of season change in male plumage appearance in some new world migratory bird species. *Amer Nat* 96: 129–144
- Hamilton WD (1964) The genetical evolution of social behavior, Teile 1–2. *J Theoret Biol* 7: 1–52
- Hampson Norman (1968) *The Enlightenment*. Penguin, Harmondsworth
- Hanawalt PC, Friedberg EC, Fox CF (eds) (1978) *DNA Repair Mechanisms*. Academic Press, New York
- Hanks L (1966) *Buffon avant l'histoire naturelle*. Presses Universitaires de France, Paris
- Hardy GH (1908) Mendelian proportions in a mixed population. *Science* NS 28: 49–50
- Harper JL (1977) *Population Biology of Plants*. Academic Press, New York
- Harris GW, Edwards RG (eds) (1970) A discussion on the determination of sex. *Phil Trans Roy Soc B* 259, no 828: 1–206
- Harris H (1966) Enzyme polymorphisms in man. *Proc Royal Soc B* 164: 298–316
- Harrison J (1972) Erasmus Darwin's views on evolution. *J Hist Ideas* 32: 247–264
- Hartmann Max (1924) *Allgemeine Biologie: Eine Einführung in die Lehre vom Leben*. Gustav Fischer, Jena (3. Aufl 1947)
- (1941) *Zur Lehre vom Eidos bei Platon und Aristoteles*.
- Hawkes JG (ed) (1968) *Chemotaxonomy and Serotaxonomy*. Academic Press, London and New York
- Hazard Paul (1957) *European Thought in the Eighteenth Century: From Montesquieu to Lessing*, Übers J Lewis May. Yale University Press, New Haven
- Heberer G (1943 a) *Evolution der Organismen*. Gustav Fischer, Jena
- (1943 b) Das Typenproblem in der Stammesgeschichte, in Heberer (1943 a), S 545–585
- Hecht MK, Steere WC (eds) (1970) *Essays in Evolution and Genetics*. Appleton-Century-Crofts, New York
- Hedberg O (ed) (1958) Systematics of today. *Uppsala Univ Årsskrift* 1958: 6
- Hegnauer R (1962–1966) *Chemotaxonomie der Pflanzen*. Birkhäuser, Basel und Stuttgart
- Heimans J (1962) Hugo de Vries and the gene concept. *Amer Nat* 96: 93–102
- (1978) Hugo de Vries and the gene theory. *Proc XV Int Cong Hist Sci Edinburgh* S 469–480
- Heincke Fr (1898) *Naturgeschichte des Herings*. I. *Die Lokalformen u. die Wanderungen*. O Salle, Berlin (Abh d deutsch Seefischerei – Ver II)
- Heitz E, Bauer H (1933) Beweise für die Chromosomennatur der Kernschleifen in den Knäuelkernen von *Bibio hortulanus*. *Z Zellforsch* 17: 67–82
- Hempel CG (1965) *Aspects of Scientific Explanation*. Free Press, New York
- Oppenheim P (1948) Studies in the logic of explanation. *Phil Sci* 15: 135–175
- Henderson LJ (1913) *The Fitness of the Environment*. Macmillan, New York (Nachdr 1958 Beacon Press, Boston)
- Hennig Willi (1950) *Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag, Berlin
- (1965) Phylogenetic Systematics. *Ann Rev Entomol* 10: 97–116
- (1966) *Phylogenetic Systematics*, Übers DD Davis and R Zangerl. University of Illinois Press, Urbana
- (1974) Kritische Bemerkungen zur Frage „Cladistic analysis or cladistic classification?“ *Z zool Syst Evolut-forsch* 12: 279–294
- Hensen V (1887) Über die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Thieren. *Ber Komm wiss Unters deutschen Meere*, KI 5: 1–107
- Herbert Sandra (1971) Darwin, Malthus, and selection. *J Hist Biol* 4: 209–217
- (1974) The place of man in the development of Darwin's Theory of Transmutation, Teil 1. *J Hist Biol* 7: 217–258
- (1977) The place of man in the development of Darwin's Theory of Transmutation, Teil 2. *J Hist Biol* 10: 243–273
- Herbert W (1837) *Amaryllidaceae*. James Ridgway, London
- Herder Johann Gottfried (1784) *Ideen zur Philosophie der Geschichte der Menschheit*. Erster Teil, 5. Buch. Hartknoch, Riga u. Leipzig

- Hertwig O (1884) Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. *Jena Z Naturwiss* 18: 21–23
- (1921) Zur Abwehr des ethischen, des sozialen, und des politischen Darwinismus. 2. Aufl. Gustav Fischer, Jena
- Hertwig R (1927) *Abstammungslehre und neuere Biologie*. Gustav Fischer, Jena
- Heslop-Harrison JW (1963) Species concepts, in T Swain (ed), *Chemical Plant Taxonomy*. Academic Press, New York, S 17–40
- Hess Eugene L (1970) Origins of molecular biology. *Science* 168: 664–669
- Hesse R, Allee WC, Schmidt Karl P (1951) *Ecological Animal Geography*. John Wiley & Sons, New York
- Hilts Victor L (1973) Statistics and social science, in Giere and Westfall (1973), S 206–233
- Himmelfarb Gertrude (1959) *Darwin and the Darwinian Revolution*. Doubleday, Garden City, NY
- His W (1871) Die Theorien der geschlechtlichen Zeugung. *Arch f Anthropol* 4: 197–220, 317–332. (Siehe auch 5 [1872]: 69–111)
- (1874) *Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung*. Vogel, Leipzig
- (1901) Das Princip der organbildenden Keimbezirke und die Verwandtschaften der Gewebe: Historisch kritische Bemerkungen. *Arch Anat Phys Anat Abh* 1901: 307–337
- Hodge MJS (1971 a) Lamarck's science of living bodies. *Brit Jour Hist Sci* 5: 323–352
- (1971 b) Species in Lamarck, in Lamarck (1971) S 31–46
- (1972) The universal gestation of nature: Chambers' *Vestiges* and *Explanations*. *J Hist Biol* 5: 127–151
- (1974) Darwinism in England, in Glick (1974), S 3–31, 32–80
- (1977) The structure and strategy of Darwin's „long argument“. *Brit J Hist Sci* 10: 237–246
- Hodge MJS (1983) Darwin and the laws of the animate part of the terrestrial system (1835–1837): on the Lyellian origins of his zoonomial explanatory program. *Stud. Hist. Biol.* 6: 1–106
- (1984) (in Druck) Darwin and natural selection: his methods and his methodology
- (1984) (in Druck) (Darwin on extinction)
- Hoeppli R (1959) *Parasites and Parasitic Infections in Early Medicine and Science*. University of Malaya Press, Singapore
- Hoffmann H (1881) Rückblicke auf meine Variations-Versuche von 1855–1880 *Bot Zeitung* 39: 345–425
- Hofmeister W (1851) *Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen*, etc Leipzig
- Hofstadter Richard (1944) *Social Darwinism in American Thought*. University of Pennsylvania Press, Philadelphia
- Hofsten N v (1916) Zur älteren Geschichte des Diskontinuitätsproblems in der Biogeographie. *Zool Annal* 7: 197–353
- (1936) From Cuvier to Darwin. *Isis* 24: 361–366
- (1936 b) Ideas of creation and spontaneous generation prior to Darwin. *Isis* 25: 80–94
- (1958) Linnaeus's conception of nature. *Kungl Vetensk-Soc Arsbok* (1957) S 65–105
- (1963) A system of „double entries“ in the zoological classification of Linnaeus. *Zool Bidr Uppsala* 35: 603–631
- Hölder H (1960) *Geologie und Paläontologie in Texten und ihre Geschichte*. Karl Alber, Freiburg und München
- Holmes FL (1977) Conceptual history. *Stud Hist Biol* 1: 209–218
- Holmes SJ (1947) KE von Baer's perplexities over evolution. *Isis* 37: 7–14
- Hook S (ed) (1963) *Philosophy and History*. New York University Press, New York
- Hooker JD (1853) *The Botany of the Antarctic Voyage II. Flora Novae-Zelandiae*. London
- (ed Leonhard Huxley) (1918) *Life and Letters of Sir Joseph Dalton Hooker*. 2 Bde Murray, London
- Hooykaas R (1952) The species concept in eighteenth century mineralogy. *Arch int hist sci* 5: 18–19, 45–55
- (1959) *Natural Law and Divine Miracle*. Brill, Leiden
- (1972) *Religion and the Rise of Modern Science*. Scottish Academic Press, Edinburgh and London
- Hoppe B (1978) Der Ursprung der Diagnosen in der botanischen und zoologischen Systematik. *Sudhoff's Archiv* 62: 105–130
- Hotchkiss RD (1965) Oswald T Avery. *Genetics* 51: 1–10

- (1966) Gene, transforming principle, and DNA, in Cairns, Stent, and Watson (1966) S 180–200
- Hubby JL, Lewontin R (1966) The number of alleles at different loci in *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics* 54: 577–594
- Hughes A (1959) *A History of Cytology*. Abelard-Schuman, London and New York
- Hull David L (1964) Consistency and monophyly. *Syst Zool* 13: 1–11
- (1965) The effect of essentialism on taxonomy – two thousand years of stasis. *Brit J Phil Sci* 15: 314–366; 16: 1–18
- (1967) Certainty and circularity in evolutionary taxonomy. *Evolution* 21: 174–189
- (1970) Contemporary systematic philosophies. *Ann Rev Evol Syst* 1: 19–54
- (1973) *Darwin and His Critics*. Harvard University Press, Cambridge
- (1974) *Philosophy of Biological Science*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ
- (1975) Are species really individuals? *Syst Zool* 25: 174–191
- (1978 a) A matter of individuality. *Phil Sci* 45: 335–360
- (1978 b) The principles of biological classification: the use and abuse of philosophy. *Philosophy of Science Association* 2
- (1979) The limits of cladism. *Syst Zool* 28: 416–440
- (1981) (in Druck). Central subjects and historical narratives.
- Humboldt A v (1795) Die Lebenskraft oder der rhodische Genius: Schiller's Horen, Jahrg 1795, St 5, 9–96 (Nachdr in *Ansichten der Natur*. 1849 3. Aufl S 297–314)
- (1805) *Essai sur la géographie des plantes*. Paris
- Hume David (1738) *Treatise of Human Nature: An Attempt to Introduce the Experimental Method of Reasoning into Moral Subjects*.
- (1779) *Dialogues concerning Natural Religion*.
- Huxley JS (ed) (1940) *The New Systematics*. Clarendon Press, Oxford
- (1942) *Evolution, The Modern Synthesis*. Allen & Unwin, London
- (1958) Evolutionary processes and taxonomy with special reference to grades. *Uppsala Univ Arsskr* (1958) S 21–39
- Huxley TH (1860) The Origin of Species. *West Rev* 17: 541–570
- (1863) *Evidence as to Man's Place in Nature*. New York
- Hyman Libbie M (1940–1959) *The Invertebrates*. 5 Bde McGrawHill, New York
- Iltis H (1932) *Life of Mendel*. Allen & Unwin, London
- Inger RF (1958) Comments on the definition of genera. *Evolution* 12: 370–384
- Irvine W (1955) *Apes, Angels and Victorians*. McGraw-Hill, New York and London
- Jacob François (1970) *La logique du vivant: Une histoire de l'hérédité*. Gallimard, Paris
- (1973) *The Logic of Life*. Pantheon Books, New York
- (1977) Rezension von *La logique du vivant*, durch Frederic L Holmes, in *Studies in History of Biology* 1: 209–218
- (1977) Evolution and tinkering. *Science* 196: 1161–66
- Jaenike J (1981) Criteria for ascertaining the existence of host races. *Amer Nat* 117: 830–834
- Jäger G (1878) *Lehrbuch der allgemeinen Zoologie*, Bd 2. Leipzig
- Jameson DL (ed) (1977) *Genetics of Speciation*. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Penna
- Jardine N, Sibson R (1971) *Mathematical Taxonomy*. John Wiley & Sons, London
- Jenkin Fleeming (1867) The Origin of Species. *The North British Review* 46: 277–318. (Nachdr in Hull [1973]: S 302–344)
- Jepsen G, Mayr E, Simpson GG (eds) (1949) *Genetics, Paleontology, and Evolution*. Princeton University Press, Princeton
- Jessen, Karl FW (1864) *Botanik der Gegenwart und Vorzeit*. Leipzig: FU Brockhaus. (Nachdr 1948. Chronica Botanica Co: Waltham, Mass)
- Jevons WS (1877) *Principles of Science*. Macmillan, London
- Johannsen W (1903) *Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien*. Gustav Fischer, Jena
- (1909) *Elemente der Exakten Erblichkeitslehre*. Gustav Fischer, Jena
- (1915) Experimentelle Grundlagen der Deszendenzlehre: Variabilität, Vererbung, Kreuzung, Mutation, in C Chun and W Johannsen (eds), *Die Kultur der Gegenwart*. III. 4. BG Teubner, Leipzig und Berlin, S 597–660
- Johnson LAS (1968) Rainbow's end: the quest for an optimal taxonomy. *Proc Linn Soc New South Wales* 93: 8–45 (Nachdr 1970 *Syst Zool* 19: 203–239)
- Jordan K (1896) On mechanical selection and other problems. *Novit Zool* 3: 426–525

- (1905) Der Gegensatz zwischen geographischer und nichtgeographischer Variation. *Z wiss Zool* 83: 151-210
- Joseph HWB (1916) *An Introduction to Logic*. Oxford University Press, Oxford
- Judson HF (1979) *The Eighth Day of Creation*. Simon and Schuster, New York
- Kälin JA (1941) *Ganzheitliche Morphologie und Homologie*. Universitätsbuchhandlung, Freiburg (Schweiz) und Leipzig
- Kammerer Paul (1924) *The Inheritance of Acquired Characteristics*. Boni & Liveright, New York
- Kant Immanuel (1755) *Allgemeine Naturgeschichte und Theorie des Himmels*. Werke in zwölf Bänden. Suhrkamp, Frankfurt 1968
- (1790) *Kritik der Urteilskraft*. Werke in zwölf Bänden. Suhrkamp, Frankfurt 1968
- Kearney Hugh F (1964) Galileo and the mathematical universe, in *Origins of the Scientific Revolution*. Problems and Perspectives in History Series. Longmans, Green, London, S 125-126
- Keast JA (1961) Bird speciation on the Australian continent. *Bull MCZ* 123: 306-495
- Kellogg Vernon L (1907) *Darwinism Today*. Henry Holt, New York
- Kerkut GA (1960) *Implications of Evolution*. Pergamon Press, Oxford
- Kerner A von Marilaun (1866) *Gute und schlechte Arten*. Innsbruck
- (1869) *Die Abhängigkeit der Pflanzengestalt von Klima und Boden*. Wagnersche Universitätsbuchhandlung, Innsbruck
- Keynes RD (ed) (1979) *The Beagle Record*. Cambridge University Press, Cambridge
- Kim KC, Ludwig HW (1978) Phylogenetic relationships of parasitic *Psocodea* and taxonomic position of the *Anoplura*. *Ann Ent Soc Amer* 71: 910-922
- Kimura M (1960) Optimum mutation rate and degree of dominance as determined by the principle of minimum genetic load. *J Genetics* 57: 21-34
- and Ohta, T (1971) *Theoretical Aspects of Population Genetics*. Princeton University Press, Princeton
- King JL, Jukes TH (1969) Non-Darwinian evolution. *Science* 164: 788-798
- King-Hele D (1963) *Erasmus Darwin*. Macmillan, London
- Kirk GS, Raven JE (1971) *The Presocratic Philosophers*. Cambridge University Press, Cambridge
- Klein Marc (1936) *Histoire des origines de la théorie cellulaire*. Paris (Bd 3 der *Exposées d'histoire et philosophie des sciences*)
- Koelreuter JG (1761-1766) Vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen, nebst Fortsetzungen 1, 2 und 3. Leipzig; Neudruck in Ostwalds Klassikern der exakten Wissenschaften, No 41, Leipzig 1893)
- Kohlbrugge JHF (1912) G Cuvier and KF Kiellmeyer. *Biol Zentralbl* 32: 291-295
- (1914) JB de Lamarck und der Einfluß seiner Deszendenztheorie von 1809 bis 1859. *Z Morph Anthropol* 18: 191-206
- (1915) War Darwin ein originelles Genie? *Biol Zentralbl* 35: 93-111
- Kohn David (1980) Theories to work by: rejected theories, reproduction, and Darwin's path to natural selection. *Studies Hist Biol* 4: 67-170
- Kölliker A (1899) *Erinnerungen aus meinem Leben*. Engelmann, Leipzig
- Kol'tsov NK (1928) Physikalisch-chemische Grundlage der Morphologie. *Biol Zentralbl* 48: 345-369
- (1939) Les molécules héréditaires. *Act sci industr* 776: 1-60. Hermann, Paris
- Korschelt E (1922) Lebensdauer, Altern, und Tod. 2. Aufl Gustav Fischer, Jena
- Korschinsky S (1899) Heterogenesis and Evolution. *Naturw Wochenschr* 14: 273-278
- (1901) Heterogenesis und evolution. *Flora, Erg bd* 89: 240-368
- Kottler Malcolm J (1978) Charles Darwin's biological species concept and theory of geographic speciation: the transmutation notebooks. *Ann Sci* 35: 275-297
- (1979) Hugo de Vries and the rediscovery of Mendel's laws. *Ann Sci* 36: 517-538
- (1980) Darwin Wallace, and the origin of sexual dimorphism *Proc Amer Phil Soc* 124: 203-226
- Koyré Alexander (1965) Commentaries, in Crombie (1965) S 856
- Krizenecky J (1965) *Fundamenta Genetica*. Folia Mendeliana, Bd 6. Czechoslovakian Academy of Science, Prag
- Küchenmeister F (1855) *Die in und an dem Körper des lebenden Menschen vorkommenden Parasiten*. 2 Bde BG Teubner, Leipzig
- (1857) The animal and vegetable parasites of the human body
- Kudo Richard R (1966) *Protozoology*. 5. Aufl Thomas, Springfield, Ill.

- Kühn Alfred (1950) Anton Dohrn und die Zoologie seiner Zeit. *Pubb Staz Zool Napoli*, supp 1950
- Kuhn T (1962) *The Structure of Scientific Revolutions*. University of Chicago Press, Chicago
- (1971) The relations between history and history of science. *Daedalus* (Frühj 1971): 271–304
- Kühner F (1913) *Lamarck, Die Lehre vom Leben*. Diederichs, Jena
- Kükenthal Willy (1923 ff.) *Handbuch der Zoologie*. Walter de Gruyter, Berlin und Leipzig
- Küppers BO (1983) *Molecular Theory of Evolution*. Springer, Heidelberg and New York
- Lacépède (1800) Discours sur la durée des espèces, in *Hist Nat des Poissons*. Paris, 2: xxiii–lxiv
- Lack David (1944) Ecological aspects of species formation in passerine birds. *Ibis* 86: 260–286
- (1945) The Galapagos finches: a study in variation. *Occas Pap Calif Acad Sci*, no 21
- (1947) *Darwin's Finches*. Cambridge University Press, Cambridge
- (1949) The significance of ecological isolation, in Jepsen, Mayr, and Simpson (1949) S 299–308
- (1954) *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Clarendon Press, Oxford
- (1966) *Population Studies of Birds*. Clarendon Press, Oxford
- (1968) *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen, London
- Lakatos I (1970) Falsification and the methodology of scientific research programmes, in I Lakatos and A Musgrave (eds) *Criticism and the Growth of Knowledge*. Cambridge University Press, Cambridge
- Lamarck Jean-Baptiste (1801) *Système des animaux sans vertèbres ... précédé du discours d'ouverture du cours de zoologie, donné dans le Muséum National d'Histoire Naturelle, l'an VIII de la République*. Paris
- (1802a) *Hydrogéologie*. Paris: L'Auteur, etc. (Engl Übers AV Carozzi 1964, University of Illinois Press, Urbana)
- (1802b) *Recherches sur l'organisation des corps vivants*. Paris
- (1809) *Philosophie zoologique, ou exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux*. Paris (dt *Zoologische Philosophie*. Alfred Kröner, Leipzig 1909)
- (1815–1822) *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres*. 7 Bde Paris
- (1907) Discours d'ouverture (an VII, an X, an XI, et 1806), ed A Girard. *Bull Sci de la France et de la Belgique*, Paris
- (1944) La biologie: texte inédite, ed P Grassé. *Rev Scient* 82: 267–276
- (1971) *Colloque International „Lamarck“*, ed J Schiller. A Blanchard, Paris
- Landrieu M (1909) *Lamarck, le fondateur du transformisme*. Société Zoologique de France, Paris
- Langlet Olof (1971) Two hundred years of genecology. *Taxon* 20: 653–722
- Lanjouw J, Stafleu FA (1956) *Index Herbariorum*. 3. Aufl. International Association for Plant Taxonomy, Utrecht
- Lankester Ray (1909) *Treatise on Zoology*. Adams and Charles Black, London
- Larson James L (1971) *Reason and Experience: The Representation of Natural Order in the Work of Carl von Linné*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles
- (1979) Linné's French critics. *Svensk Linné Arss*, 1978, Uppsala S 67–79
- Lattin G de (1967) *Grundriss der Zoogeographie*. Gustav Fischer, Jena
- Laudan Larry (1968) Theories of scientific method from Plato to Mach. *Hist Sci* 7: 1–63
- (1977) *Progress and Its Problems: Toward a Theory of Scientific Growth*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles
- Leclercq Jean, Dagnelle Pierre (1966) *Perspectives de la Zoologie Européenne*. 1. *Histoire. Problèmes contemporains*. J Duculot, Gembloux
- Leibniz GW (ca. 1712) Monadology, in Loemker LE (ed) *GW Leibniz: Philosophical Papers*, 2. Aufl 1969. Reidel, Dordrecht
- Leicester HM (1974) *Development of Biochemical Concepts from Ancient to Modern Times*. Harvard University Press, Cambridge
- Leidy J (1853) *A Flora and Fauna within Living Animals*. Smithsonian Contributions to Knowledge, no 44. Washington DC
- Lenz W (1981) *Medizinische Genetik*. 5. Aufl. Thieme, Stuttgart
- Leone CA (ed) (1964) *Taxonomic Biochemistry and Serology*. Ronald Press, New York
- Lerner IM (1954) *Genetic Homeostasis*. Oliver & Boyd, Edinburgh
- (1958) *The Genetic Basis of Selection*. John Wiley & Sons, New York
- (1972) Noise of conflict. [Eine Rezension von Provine (1971).] *Mendel Newsletter* 8 (Oktober 1972)

- Lerner M-P (1969) *Recherches sur la notion de finalité chez Aristote*. Presses Universitaires de France, Paris
- Lesch JE (1975) The role of isolation in evolution: George J Romanes and John T Gulick. *Isis* 66: 483–503
- Lesky Erna (1950) Die Zeugungs- und Vererbungslehren der Antike und ihr Nachwirken. *Abh Akad Wiss, Mainz, Geistes- u Sozial Kl*, no 19
- Leuckart Rudolf (1848) *Über die Morphologie und die Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere: Ein Beitrag zur Charakteristik und Classification der thierischen Formen*. Vieweg, Braunschweig
- (1879–1886) *Die menschlichen Parasiten*. 2. Aufl. CF Winter, Leipzig
- (1886) *The Parasites of Man*. Pentland, Edinburgh
- Levine L (ed) (1971) *Papers on Genetics*. CV Mosby, St Louis
- Lewes GH (1874–1875) *Problems of Life and Mind*. 2 Bde Longmans, Green, London
- Lewis EB (1967) Genes and gene complexes, in Brink (1967) S 17–47
- Lewis H (1962) Catastrophic selection as a factor in speciation. *Evolution* 16: 257–271
- (1966) Speciation in flowering plants. *Science* 152: 167–172
- Lewontin RC (1969) The bases of conflict in biological explanation. *J Hist Biol* 2: 35–45
- (1974) *The Genetic Basis of Evolutionary Change*. Columbia University Press, New York and London
- Moore JA, Provine WB, Wallace Bruce (1981) *Dobzhansky's Genetics of Natural Populations I–XLIII*. Columbia University Press, New York
- Ley W (1929) *Konrad Gesner: Leben und Werk*. Münchener Beiträge zur Geschichte der Naturwissenschaften, Heft 15/16
- (1968) *Dawn of Zoology*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, N.J
- Liebig, Justus von (1842) Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Physiologie und Pathologie
- (1863) *Über Francis Bacon von Verulam und seine Methode der Naturforschung*. München
- Lima-De-Faria A (1975) Where is molecular biology going? *Hereditas* 81: 113–118
- Limoges Camille (1970) *La sélection naturelle*. Presses Universitaires de France, Paris
- (1976) Natural selection, phagocytosis, and preadaptation: Lucien Cuénot, 1886–1901. *J Hist Med Allied Sci* 31: 176–214
- Lindeboom GA (1970) Boerhaave's concept of the basic structure of the body. *Clio Medica* 5: 203–208
- Lindroth CH (1973) Systematics specializes between Fabricius and Darwin: 1800–1859, in Smith RF, Mittler TE and Smith CN, History of Entomology. Palo Alto: *Annual Reviews*, S 119–154
- Ligner E (ed) (1970) Museum für Naturkunde an der Humboldt-Universität zu Berlin – 200 Jahre. *Wiss. Zeitschr. Humboldt-Universität. Math-Nat R* 19: 123–315
- Linnaeus C (1739) Rön om växters plantering, grundat på naturen. *Svensk Vetensk Acad Handl* 1
- (1749–1769) *Amoenitates academicae*. 7 Bde Stockholm (Teilübers Linnaeus C (1781) *Select Dissertations from the Amoenitates*. Robinson, London; University Microfilms, Ann Arbor 1974)
- (1753) *Species plantarum*. Halmiae
- (1758) *Systema naturae*. 10. Aufl. Stockholm
- Linné C (1972) *L'équilibre de la nature*. Einleitung von C Limoges. Vrin, Paris
- Lloyd GER (1961) The development of Aristotle's theory of the classification of animals. *Phronesis* 6: 59–81
- Lock RH (1906) *Recent Progress in the Study of Variation, Heredity, and Evolution*. Murray, London
- Loewenberg BJ (1965) Darwin and Darwin studies. *Hist Sci* 4: 15–54
- Lorenz Konrad (1973 a) *Die Rückseite des Spiegels*. R Piper & Co, München and Zürich
- (1973 b) The fashionable fallacy of dispensing with description. *Naturwiss* 60: 1–9
- Lovejoy AO (1936) *The Great Chain of Being*. Harvard University Press, Cambridge
- (1959 a) The argument for organic evolution before the *Origin of Species*, 1830–1858, in Glass, Temkin, and Strauss (1959), S 356–414
- (1959 b) Buffon and the problem of species, in Glass, Temkin, and Strauss (1959), S 84–113
- (1959 c) Herder: progressionism without transformism, in Glass, Temkin, and Strauss (1959), S 207–221
- (1959 d) Kant and evolution, in Glass, Temkin, and Strauss (1959), S 173–206

- Lubosch W (1918) Der Akademiestreit zwischen Geoffroy St Hilaire und Cuvier im Jahre 1830 und seine leitenden Gedanken. *Biol Zentralbl* 38: 357–384, 397–456
- (1931) Geschichte der vergleichenden Anatomie, in Bolk W et al (eds) *Handbuch der vergl Anatomie Wirbeltiere*. Urban und Schwarzenberg, Berlin
- Ludmerer K (1972) *Genetics and American Society: A Historical Appraisal*. Johns Hopkins University Press, Baltimore
- Ludwig W (1940) Selektion und Stammesentwicklung. *Naturwiss* 28: 689–705
- (1941) Zur evolutionistischen Erklärung der Höhlentiermerkmale durch Allelelimination. *Biol Zentralbl* 62: 447–455
- (1943) Die Selektionstheorie, in Heberer (1943 a)
- Lyell Charles (1830–1833) *Principles of Geology, being an Attempt to Explain the Former Changes of the Earth's Surface, by Reference to Causes Now in Operation*. 3 Bde London (Faksimile-Ausg 1970. Deutschland: J Cramer)
- Lyell K (1881) *Life, Letters, and Journals of Sir Charles Lyell*. Murray, London
- Lyon John (1976) The „Initial Discourse“ to Buffon's *Histoire Naturelle*. (Erste vollständige Engl Übersetzung). *J Hist Biol* 9: 133–181
- MacArthur R, Wilson EO (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton
- MacDowell EC (1914) Multiple factors in Mendelian inheritance. *J Exp Zool* 16: 177–194
- MacLeod Roy M (1965) Evolutionism and Richard Owen, 1830–1868: an episode in Darwin's century. *Isis* 56: 259–280
- Mägdefrau K (1973) *Geschichte der Botanik*. Gustav Fischer, Stuttgart
- Magnus R (1906) *Goethe als Naturforscher*. JA Barth, Leipzig
- Maier A (1938) *Die Mechanisierung des Weltbildes*. Forschungen zur Geschichte der Philosophie und der Pädagogik, Heft 18. Leipzig
- Maillet Benoit de (1748) *Telliamed: Conversations between an Indian Philosopher and a French Missionary*. (Engl Übers AV Carozzi University of Illinois Press, Urbana, 1968)
- Mainardi Danilo (1980) L'evoluzione del comportamento. No 51. Accademia Nazionale dei Lincei, Rom
- Mainx F (1955) Foundations of biology. *Int Encycl Unif Sci* 1 (9): 1–86
- Majnep IS, Bulmer R (1977) *Birds of My Kalam Country*. Auckland University Press, Auckland
- Malthus TR (1798) *An Essay on the Principle of Population, as It Affects the Future Improvement of Society*. Johnson J, London (Darwin las die 6. Aufl [1826] Murray, London)
- Mandel P, Mandel L, Jacob M (1948) Sur le comportement comparé ... de deux acides nucléiques des tissus animaux. *C r hebdomadaire Acad Sci*, Paris 226: 2019–21
- Mandelbaum M (1965) *History and Theory*. SuS 5
- (1971) *History, Man, and Reason*. John Hopkins University Press, Baltimore
- Manier E (1978) *The Young Darwin and His Cultural Circle*. D Reidel, Dordrecht and Boston
- Manwell Reginald C (1961) *Introduction to Protozoology*. St Martin's Press, New York
- Marchant J (ed) (1916) *Alfred Russel Wallace: Letters and Reminiscences*. Harper, New York and London
- Margulis Lynn (1970) *Origin of Eukaryotic Cells: Evidence and Research Implications for a Theory of the Origin and Evolution of Microbial, Plant, and Animal Cells on the Precambrian Earth*. Yale University Press, New Haven
- (1981) *Symbiosis in Cell Evolution: Life and Its Environment on the Early Earth*. WH Freeman, San Francisco
- Maritain J (1942) Science and wisdom, in Ausben RN (ed) *Science and Man*
- (1946) *Formal Logic*. Sheed & Ward, New York
- Markert CL (1975) Biology of isozymes, in Markert CL (ed) *Isozymes I Molecular Structure*. Academic Press, New York, S 1–9
- Marraise Robert de (1974) The double-edged effect of Sir Francis Galton: a search for the motives of the biometrician-Mendelian debate. *J Hist Biol* 7: 141–174
- Mather K (1943) Polygenic inheritance and natural selection. *Biol Rev* 18: 32–64
- (1973) *Genetical Structure of Populations*. Chapman & Hall, London
- Matthew P (1831) *On Naval Timber and Arboriculture*. Longman, London (nachgedruckt in *Gardener's Chronicle* (7. April 1860), auch McKinney [1971] S 29–40)
- Matthew WD (1915) Climate and evolution. *Ann New York Acad Sci* 24: 171–318

- Maulitz RD (1971) Schwann's way: cells and crystals. *J Hist Med Allied Sci* 26: 422–437
- Mayer J (1959) *Diderot homme de science*. Imprimerie bretonne, Rennes
- Maynard Smith J (1972) On evolution, in *The Status of Neo-Darwinism*. Edinburgh University Press, Edinburgh, S 82–91. (Ursprünglich in Waddington (ed), *Towards a Theoretical Biology*, 2: 82–89)
- (1978) *The Evolution of Sex*. Cambridge University Press, Cambridge
 - Mayr E (1933) Notes on the variation of immature and adult plumages in birds and a physiological explanation of abnormal plumages. *Amer Mus Novit* no 666, S 1–10
 - (1934) Notes on the genus *Petroica*. *Amer Mus Novit* no 714, S 1–19
 - (1940) Speciation phenomena in birds. *Amer Nat* 74: 249–278
 - (1941) The origin and the history of the bird fauna of Polynesia. *Proc 6th Pacific Sci Cong* 4: 197–216
 - (1942) *Systematics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York
 - (1944a) The birds of Timor and Sumba. *Bull Amer Mus Nat Hist* 82: 127–194
 - (1944b) Wallace's line in the light of recent zoogeographic studies. *Quart Rev Biol* 29: 1–14
 - (1945) Symposium on age of the distribution pattern of gene arrangements in *Drosophila pseudoobscura*: introduction and some evidence in favor of a recent date. *Lloydia* 8: 69–83
 - (1946a) History of the North American bird fauna. *Wils Bull* 58: 3–41 (Siehe auch Mayr [1976], S 566–588)
 - (1946b) The naturalist in Leidy's time and today. *Proc Acad Nat Sci Phil* 98: 271–276
 - (1948) The bearing of the new systematics on genetical problems: the nature of species, in *Advances in Genetics*, Bd 2. Academic Press, New York, S 209–237
 - (1954) Change of genetic environment and evolution, in Huxley J, Hardy AC, Ford EB (eds) 1954. *Evolution as a Process*. Allen & Unwin, London, S 157–180 (Siehe auch Mayr [1976], S 188–210)
 - (1955) Karl Jordan's contribution to current concepts in systematics and evolution. *Trans Roy Entomol Soc London* 107: 45–66
 - (1957) Species concepts and definitions, in *The Species Problem*. Amer Assoc Adv Sci, Publ no 50. Washington DC, S 1–22
 - (1959a) Darwin and the evolutionary theory in biology, in *Evolution and Anthropology: A Centennial Approach*. Anthropological Society of America, Washington DC: (Siehe auch Mayr [1976], S 26–29)
 - (1959b) Isolation as an evolutionary factor. *Proc Amer Phil Soc* 103: 221–230 (Siehe auch Mayr [1976], S 129–134)
 - (1959c) Trends in avian systematics. *Ibis* 101: 293–302
 - (1959d) Where are we? *Cold Spring Harbor Symposia Quant. Biol* 24: 1–14 (Siehe auch Mayr [1976], S 307–328)
 - (1959e) Agassiz, Darwin, and evolution. *Harvard Library Bulletin* 13: 165–194
 - (1960) The emergence of evolutionary novelties, in Tax (1960), S 349–380 (Siehe auch Mayr [1976], S 88–113)
 - (1961) Cause and effect in biology. *Science* 134: 1501–6
 - (1963) *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge (dt *Artbegriff und Evolution*. Parey Hamburg und Berlin, 1967)
 - (1964) The new systematics, in Leone (1964), S 13–32
 - (1965a) Numerical phenetics and taxonomic theory. *Syst Zool* 14: 73–97
 - (1965b) What is a fauna? *Zool Jb Syst* 92: 473–486 (Siehe auch Mayr [1976], S 552–564)
 - (1968) Illiger and the biological species concept. *J Hist Biol* 1: 163–178
 - (1969) *Principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill, New York (dt *Grundlagen der zoologischen Systematik*. Parey Hamburg, 1975)
 - (1970) *Populations, Species, and Evolution*. Harvard University Press, Cambridge
 - (1972a) Lamarck revisited. *J Hist Biol* 5: 55–94 (Siehe auch Mayr [1976], S 222–250)
 - (1972b) The nature of the Darwinian revolution. *Science* 176: 981–989 (Siehe auch Mayr [1976], S 277–296)
 - (1972c) Sexual selection and natural selection, in B Campbell (1972), S 87–104
 - (1973) The recent historiography of genetics. (Rezension). *J Hist Biol* 6: 125–154 (Siehe auch Mayr [1976], S 329–353)

- (1974a) Behavior programs and evolutionary strategies. *Amer Sci* 62: 650–659 (Siehe auch Mayr [1976], S 694–711)
- (1974b) The challenge of diversity. *Taxon* 23: 3–9
- (1974c) Cladistic analysis or cladistic classification? *J zool Syst Evolforsch* 12: 94–128 (Siehe auch Mayr [1976], S 433–476)
- (1974d) Teleological and teleonomic: a new analysis. *Boston Stud Philos Sci* 14: 91–117 (Siehe auch Mayr [1976], S 383–404)
- (1976) *Evolution and the Diversity of Life*. Harvard University Press, Cambridge (dt *Evolution und die Vielfalt des Lebens*. Springer, Berlin Heidelberg New York 1979)
- (1977a) Darwin and natural selection. *Amer Sci* 65: 321–327
- (1977b) The study of evolution, historically viewed, in CE Goulden (ed) *The Changing Scenes in Natural Sciences, 1776–1976*. Academy of Natural Sciences, Philadelphia, Special Pub No 12, S 39–58
- (1981a) *La biologie de l'évolution*. Hermann et Co, Paris
- (1981b) Biological classification: Toward a synthesis of opposing methodologies. *Science* 214: 510–516
- Linsley EG, Usinger RL (1953) *Methods and Principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill, New York
- Short Lester L (1970) *Species Taxa of North American Birds*. Nuttall Ornithological Club, Cambridge, Mass., Pub No 9
- Provine William (eds) (1980) *The Evolutionary Synthesis*. Harvard University Press, Cambridge
- Mazia D (1952) Physiology of the cell nucleus, in Barron ESG (ed), *Modern Trends in Physiology and Biochemistry*. Academic Press, New York, S 77–122
- McClintock B (1929) A cytological and genetical study of triploid maize. *Genetics* 14: 180–222
- (1951) Chromosome organization and genic expression. *Cold Spring Harbor Symposia Quant Biol* 16: 13–47
- McElroy WD, Glass B (eds) (1957) *A Symposium on the Chemical Basis of Heredity*. Johns Hopkins University Press, Baltimore
- McKinney HL (1971) *Lamarck to Darwin: Contributions to Evolutionary Biology 1809–1859*. Colorado Press, Lawrence, Kans
- (1972) *Wallace and Natural Selection*. Yale University Press, New Haven and London
- McKusick VA (1960) Walter S Sutton and the physical basis of Mendelism. *Bull Hist Med* 34: 487–497
- (1983) *Mendelian Inheritance in Man*. 6. Aufl Johns Hopkins University Press, Baltimore
- Ruddle FH (1977) The status of the gene map of the human chromosomes. *Science* 196: 390–405
- McPherson T (1972) *The Argument from Design*. Macmillan, London
- Meckel JF (1821) *System der vergleichenden Anatomie*. 7 Bde Rengersche Buchhandlung, Halle
- Medawar PB (1967) *The Art of the Soluble*. Methuen, London
- Mendel Johann (Gregor) (1866) Versuche über Pflanzen-hybriden. *Verh Natur Vereins Brünn* 4 (1865): 3–57
- (1905) [Briefe an Nägeli] *Abh der Math-Phys Kl K Sächs Ges Wiss* 29: 189–265
- Mendelsohn Everett (1964) The emergence of science as a profession in Nineteenth-century Europe. Kapitel 1 in *The Management of Scientists* (1964 Beacon Press, Boston, S 3–47)
- Menzbier MA (1893) Experience of the theory of heredity. *Russkaya Mysl*, no 10, S 214–215
- Merton Robert K (1938a) Science, technology, and society in seventeenth century England. *Osiris* 4: 360–632
- (1938b) Motive forces in the new science, in *Science, Technology, and Society in Seventeenth Century England*. Saint Catherine Press, Bruges. Kap 5
- (1961) Singletons and multiples in scientific discovery. *Proc Amer Phil Soc* 105: 470–486
- (1973) *The Sociology of Science: Theoretical and Empirical Investigations*. University of Chicago Press, Chicago
- Merz John T (1896–1914) *A History of European Thought in the Nineteenth Century*. 4 Bde London
- Meyer A (1926) *Logik der Morphologie*. Springer, Berlin
- Meyer EHF (1854–1857) *Geschichte der Botanik*. Königsberg
- Michaelis P (1954) Cytoplasmic inheritance in *Epilobium* and its theoretical significance. *Adv Genet* 6: 287–401

- Michener CD (1977) Discordant evolution and the classification of allodapine bees. *Syst Zool* 26: 32–56; 27: 112–118
- Sokal RR (1957) A quantitative approach to a problem in classification. *Evolution* 11: 130–162
- Miescher F (1897) *Die histochemischen und physiologischen Arbeiten*, ed W His. 2 Bde Vogel, Leipzig
- Mikulinsky SR (1978) Internalism-externalism controversy as a phony problem, in *Proc XV Int Cong Hist Sci, Edinburgh*, S 88–101
- Miller SJ (1953) A production of amino acids under possible primitive earth conditions. *Science* 117: 528
- Miller SL, Orgel LE (1974) *The Origin of Life on Earth*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ
- Millhauser M (1959) *Just before Darwin: Robert Chambers and „Vestiges“*. Wesleyan University Press, Middletown, Conn
- Mills SK, Beatty JH (1979) The propensity interpretation of fitness. *Phil Sci* 46: 263–286
- Mirsky AE, Ris H (1951) The deoxyribonucleic acid content of animal cells and its evolutionary significance. *J Genet Physiol* 34: 451–462
- Möbius K (1877) *Die Auster und die Austernwirtschaft*. Berlin
- Monod J (1970) *Le Hasard et la nécessité*. Seuil, Paris (dt *Zufall und Notwendigkeit*. Piper, München 1971)
- (1974a) *Problems of Scientific Revolutions*. (Herbert Spencer lectures, 1973) Clarendon Press, Oxford
- (1974b) Vorwort in E Mayr, *Populations, espèces, et évolution*. Hermann, Paris, S xv–xxii
- Montgomery William M (1974) Deutschland, in Glick (1974), S 81–116
- Moody PA (1962) *Introduction to Evolution*. Harper, New York
- Moore JA (1963) *Heredity and Development*. Oxford University Press, New York
- (1972) *Readings in Heredity and Development*. Oxford University Press, New York
- (1979) Creationism in California. *Daedalus* 103: 173–189
- Moore James R (1979) *The Post-Darwinian Controversies: A Study of the Protestant Struggle to Come to Terms with Darwin in Great Britain and America, 1870–1900*. Cambridge University Press, Cambridge
- Moorhead A (1969) *Darwin and the Beagle*. Harper & Row, New York
- Moorhead PS, Kaplan MM (eds) (1967) *Mathematical Challenges to the Neo-Darwinian Interpretation of Evolution*. Wistar Institute Symposium Monograph, no 5. Wistar Institute Press, Philadelphia
- Morgan Conway Lloyd (1923) *Emergent Evolution*. Williams & Norgate, London
- (1933) *The Emergence of Novelty*. Williams & Norgate, London
- Morgan TH (1903) *Evolution and Adaptation*. Macmillan, New York
- (1910a) Chromosomes and heredity. *Amer Nat* 44: 449–496
- (1910b) Sex limited inheritance in *Drosophila*. *Science* 32: 120–122
- (1910c) Chance or purpose in the origin and evolution of adaptation. *Science* 31: 201–210
- (1916) *A Critique of the Theory of Evolution*. Princeton University Press, Princeton (Neuauflage 1925 *Evolution and Genetics*)
- (1926) *The Theory of the Gene*. Yale University Press, New Haven
- (1932) *The Scientific Basis of Evolution*. WW Norton, New York
- Sturtevant AH, Muller HJ, Bridges CB (1915) *The Mechanism of Mendelian Heredity*. Henry Holt, New York
- Morton AG (1981) *History of Botanical Science*. Academic Press, London New York
- Mudford PG (1968) William Lawrence and the natural history of man. *J Hist Ideas* 29: 430–436
- Mullen PC (1964) *The Preconditions and Reception of Darwinian Biology in Germany, 1800–1870*. Ph D Diss, Berkeley. Unveröffentlicht
- Müller Fritz (1864) Für Darwin, in Moller A (ed) *Fritz Müller, Werke, Briefe, und Leben*. Gustav Fischer, Jena, S 200–263
- (1879) Ituna and Thyridia: a remarkable case of mimicry in butterflies. *Trans Entomol Soc London*, S xx (Engl Übers von *Kosmos* 26: 497)
- Muller HJ (1939) Reversibility in evolution considered from the standpoint of genetics. *Biol Reviews* 14: 261–280
- (1943) Edmund B Wilson – an appreciation. *Amer Nat* 77: 5–37, 142–172
- (1945) The gene. *Proc Roy Soc Biol* 134: 1–37
- (1946) Thomas Hunt Morgan (1866–1945). *Science* 103: 550–551

- (1950) Our load of mutations. *J Human Genetics* 2: 111–176
- (1966) [Einleitung zum Nachdruck von Wilson (1925)]
- (1973) *The Modern Concept of Nature*, ed Carlson EA. State University of New York Press, Albany
- Müller Paul (1980) *Biogeographie*. Eugen Ulmer, Stuttgart
- Munson R (1971 a) Biological adaptation. *Phil Sci* 38: 200–215
- (1971b) *Man and Nature: Philosophical Issues in Biology*. Delta, New York
- Anon. (Murray) (1904–1912) *The History of the Collections Contained in the Natural History Department of the British Museum*. 2 Bde London
- Naef Adolf (1919) *Idealistische Morphologie und Phylogenetik*. Gustav Fischer, Jena
- (1931) Die Gestalt als Begriff und Idee, in Bolk W et al (eds), *Handbuch der vergl Anatomie Wirbeltiere*. Urban und Schwarzenberg, Berlin, S 77–118
- Nagel Ernest (1961) *The Structure of Science: Problems in the Logic of Scientific Explanation*. Harcourt, Brace & World, New York
- Nägeli C (1865) *Entstehung und Begriff der Naturhistorischen Art*. K Bayr Akademie, München
- (1884) *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre*. Oldenbourg, Leipzig
- Nathorst AG (1908) Carl von Linné as a geologist. *Ann Report Smiths Inst*, S 711–743
- Nei Masatoshi (1975) *Molecular Population Genetics and Evolution*. North-Holland Publishing Co., Amsterdam and New York
- Nelson G, Rosen DE (eds) (1980) *Vicariance Biogeography: A Critique*. Columbia University Press, New York
- Nevo Eviatar (1978) Genetic variation in natural populations: patterns and theory. *Theoret Pop Biol* 13: 121–177
- Newton Alfred (1888) Early days of Darwinism. *Macmillan's Magazine* 57: 241
- Nichols Ch (1974) Darwinism and the social sciences. *Phil Soc Sci* 4: 255–277
- Niggli P (1949) *Probleme der Naturwissenschaften erläutert am Begriff der Mineralart*. Birkhäuser, Basel
- Nisbet HB (1970) *Herder and the Philosophy and History of Science*. Cambridge University Press, Cambridge
- (1972) *Goethe and the Scientific Tradition*. University of London (Institute of Germanic Studies), London
- Nisbet Robert A (1969) *Social Change and History: Aspects of the Western Theory of Development*. Oxford University Press, New York
- Noll Alfred (ed) (1971) *Die Lebenskraft in den Schriften der Vitalisten und ihrer Gegner*. NDC, Leipzig
- Nordenskiöld E (1928) *The History of Biology*. AA Knopf, New York (Translated from the Swedish edition, 1920–1924) (dt: *Geschichte der Biologie*. G Fischer, Jena 1926)
- Norton BJ (1973) The biometric defense of Darwinism. *J Hist Biol* 6: 283–316
- (1975) Biology and philosophy: the methodological foundations of biometry. *J Hist Biol* 8: 89–93
- Norton HTJ (1915) Table, in Punnett RC, *Mimicry in Butterflies*. Cambridge University Press, Cambridge
- Novitski E, Blixt S (1978) Mendel, linkage, and synten. *Bioscience* 28: 34–35
- Nussbaum M (1880) Zur Differenzierung des Geschlechts im Thierreich. *Archiv f. Mikroskopische Anatomie* 18: 1–121
- Nuttall GHF (1904) *Blood Immunity and Blood Relationships*. Cambridge University Press, London
- O'Donald Peter (1980) *Genetic Models of Sexual Selection*. Cambridge University Press, New York
- Ohno S (1970) *Evolution by Gene Duplication*. J Springer, Berlin
- Olby RC (1966) *The Origins of Mendelism*. Constable, London
- (1968) Miescher's study of the nucleus. *Actes XII Congr Int Hist Sci*, S 135–138
- (1971) Schrödinger's problem: what is life? *J Hist Biol* 4: 119–148
- (1971) [Unger's influence on Mendel]. *Proc Gregor Mendel Coll*, Brno, S 99–103
- (1974) *The Path to the Double Helix*. Macmillan, London
- (1979) Mendel no Mendelian? *Hist Sci* 17: 53–72
- Oparin AI (1938) *The Origin of Life*. Macmillan, New York
- Oppenheimer J (1959) An embryological enigma in the *Origin of Species*, in Glass, Temkin, and Strauss (1959), S 292–322

- Orel Vitezslav (1971) A reconstruction of Mendel's experiments and an attempt at an explanation of Mendel's way of presentation. *Folia Mendeliana* 6: 45
- Orgel LE, Crick FHC (1980) Selfish DNA: the ultimate parasite. *Nature* 284: 604–607
- Osborn F (1968) *The Future of Human Heredity*. Weybright and Talley, New York, S 81
- Osborn HF (1894) *From the Greeks to Darwin*. Columbia University Press, New York
- Ospovat Dov (1976) The influence of Karl Ernst von Baer's Embryology, 1828–1859: a reappraisal in light of Richard Owen's and William B Carpenter's palaeontological application of von Baer's Law. *J Hist Biol* 9: 1–28
- (1977) Lyell's theory of climate. *J Hist Biol* 10: 317–339
- (1978) Perfect adaptation and teleological explanation: approaches to the problem of the history of life in the mid-nineteenth century. *Stud Hist Biol* 2: 33–56
- (1979) Darwin after Malthus. *J Hist Biol* 12: 211–230
- (1980) God and natural selection: the Darwinian idea of design. *J Hist Biol* 13: 169–194
- Ospovat D (1981) *The Development of Darwin's Theory*. Cambridge University Press, Cambridge, England
- Ostoya R (1951) *Les théories d'évolution*. Payot, Paris
- Ostwald W (1909) *Grosse Männer*. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig
- Owen Richard (1848) *Report on the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton*. Voorst, London
- (1849) *On the Nature of Limbs*. London
- Packard AS (1901) *Lamarck, The Founder of Evolution: His Life and His Work*. Longmans, Green, London
- Paley William (1802) *Natural Theology: Or, Evidences of the Existence and Attributes of the Deity, Collected from the Appearances of Nature*. R Fauldner, London
- Pallas Simon Peter (1811) *Zoographia Rosso-Asiatica*. St Petersburg
- Pantin CFA (1968) *The Relations between the Sciences*. Cambridge University Press, Cambridge
- Passmore JA (1959) Darwin and the climate of opinion. *Aust J Sci* 22: 14–15
- (1965) Comments on historical assumptions of the history of science, in Crombie (1965), S 853–861
- Pattee Howard H (1970) Can life explain quantum mechanics?, in Bastin T (ed) *Quantum Theory and Beyond*. Cambridge University Press, Cambridge, S 307
- (ed) (1973) *Hierarchy Theory: The Challenge of Complex Systems*. George Braziller, New York
- Pauly A (1905) *Darwinismus und Lamarckismus*. E Reinhardt, München
- Pearson K (1914–1930) *The Life, Letters, and Labours of Francis Galton*. 4 Bde Cambridge University Press, Cambridge
- Peck AL (1965) *Introduction to Aristotle's Historia Animalium*. Loeb edition. Harvard University Press, Cambridge
- Perrier Edmond (1888) *Le transformisme*. Baillière, Paris
- (1896) *La philosophie zoologique avant-Darwin* 3. Aufl Felix Alcan, Paris
- Peters JA (ed) (1959) *Classical Papers in Genetics*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ
- Peters RH (1976) Tautology in evolution and ecology. *Amer Nat* 110: 1–12
- Petit C, Ehrman L (1969) Sexual selection in *Drosophila*. *Evol Biol* 3: 177–223
- Pfeifer EJ (1965) The genesis of American neo-Lamarckism. *Isis* 56: 156–157
- (1974) United States, in Glick (1974), S 168–226
- Phillips RL, Burnham CR (eds) (1977) *Cytogenetics*. Benchmark Papers in Genetics, no 6. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Pa
- Pickens DP (1968) *Eugenics and the Progressives*. Vanderbilt University Press, Nashville
- Pickstone JV (1973) Globules and coagula: concepts of tissue formation in the early nineteenth century. *J Hist Med Allied Sci* 28: 336–356
- Pielou EC (1979) *Biogeography*. John Wiley & Sons, New York
- Pirie NW (1969) Gardyloo. *The Listener* 82: 331
- Pittendrigh Colin S (1958) Adaptation, natural selection, and behavior, in Roe and Simpson (1958), S 390–416
- Piveteau J (1950) Le débat entre Cuvier et Geoffroy Saint-Hilaire sur l'unité de plan et de composition. *Rev d'hist sci* 3: 343–363
- (ed) (1954) *Oeuvres philosophiques de Buffon*. Presses Universitaires de France, Paris

- Plate Ludwig (1903) *Über die Bedeutung des Darwinschen Selectionsprinzip und Probleme der Artbildung*. Engelmann, Leipzig (Bearb. Aufl 1908 und 1913)
- (1914) Prinzipien der Systematik mit besonderer Berücksichtigung des Systems der Tiere. *Kultur der Gegenwart* 3 (4): 119–159
- (1925) *Die Abstammungslehre*. Gustav Fischer, Jena
- Platt JR (1964) Strong inference. *Science* 146: 347–353
- Pledge HT (1939) *Science since 1500*. HM Stationery Office, London
- Pohlentz M (1948) *Die Stoa: Geschichte einer geistigen Bewegung*. Vandenhoeck und Ruprecht, Göttingen
- Pontecorvo G (1968) Hermann Joseph Muller, 1890–1967. *Biogr Mem Fellows Roy Soc* 14: 349–389
- Popper Karl (1945) *The Open Society and Its Enemies*. I. *The Spell of Plato*. Routledge & Kegan Paul, London
- (1972) *Objective Knowledge*. Cambridge University Press, Cambridge
- (1974) *Unended Quest: An Intellectual Autobiography*. Open Court Publishing Co, La Salle, Ill. (dt Ausgangspunkte. *Meine intellektuelle Entwicklung*. Hoffmann & Campe, Hamburg 1979)
- Portugal FH, Cohen JS (1977) *A Century of DNA*. MIT Press, Cambridge
- Potonié H (1890) Aufzählung von Gelehrten, die in der Zeit von Lamarck bis Darwin sich im Sinne der Deszendenz-Theorie geäußert haben. *Naturwiss Wochenschr* 5: 441–445
- Poulton EB (1896) *Charles Darwin and the Theory of Natural Selection*. Cassel and Co, London
- (1903) What is a species? *Proc Ent Soc London*, S lxxvi–cxvi (Überarb Nachdruck in Poulton, 1908 a)
- (1908 a) *Essays on Evolution*. Clarendon Press, Oxford
- (1908 b) Thomas Henry Huxley and the theory of natural selection, in Poulton, 1908 a, S 193–219
- Powell JR, Taylor CE (1979) Natural selection in ecologically diverse environments. *Amer Sci* 67: 590–596
- Preer JR, Preer LB, Jurand A (1974) Kappa and other endosymbionts in *Paramecium aurelia*. *Bact Revs*. 38: 113–163
- Provine William B (1971) *The Origins of Theoretical Population Genetics*. University of Chicago Press, Chicago, London
- (1979) Francis B Sumner and the evolutionary synthesis. *Stud Hist Biol* 3: 211–240
- Froggart P, Nevin NC (1971) The „law of ancestral heredity“ and the Mendelian-biometrician controversy in England, 1889–1900. *J Med Gen* 8: 1–36
- Pynchon T (1973) *Gravity's Rainbow*. Viking, New York
- Querner H (1975) Darwin's Deszendenz- und Selektionslehre auf den deutschen Naturforscher-Versammlungen. *Acta Hist Leopoldina*, no 9. JA Barth, Leipzig
- Radinsky Leonard (1978) Do albumin clocks run on time? *Science* 200: 1182–83
- Radl E (1907–1908) *Geschichte der biologischen Theorien in der Neuzeit*. 2 Bde Engelmann, Leipzig (Überarb Aufl 1913)
- Raikov BE (1968) Baer Karl Ernst von (1792–1876) Sein Leben und sein Werk. *Acta Hist Leopoldina* no 5. JA Barth, Leipzig
- Ramsbottom J (1938) Linnaeus and the species concept. *Proc Linn Soc London* 165: 164–166
- Randall JH (1960) *Aristotle*. Columbia University Press, New York
- Rathke H (1825) Kiemen bey Säugthieren. *Isis*, S 747–749
- Raup DM (1972) Approaches to morphologic analysis, in Schopf and Thomas (1972), S 28–45
- Raven Charles E (1947) *English Naturalists from Neckam to Ray*. Cambridge University Press, London
- (1950) *John Ray, Naturalist: His Life and Works*. 2. Aufl Cambridge University Press, Cambridge
- Raven P (1976) Systematics and plant population biology. *Syst Bot* 1: 284–316
- (1977) The systematics and evolution of higher plants, in *The Changing Scenes in Natural Sciences, 1776–1976*. Academy of Natural Sciences, special publication no. 12, S 59–83
- Raven Peter H, Berlin Brent, Breedlove Dennis E (1971) The origins of taxonomy. *Science* 174: 1210–13
- Ravin AW (1977) The gene as catalyst; the gene as organism. *Stud Hist Biol* 1: 1–45
- Regenbogen Otto (1931) Eine Forschungsmethode antiker Naturwissenschaft. *Quellen Studien zur Geschichte der Mathematik*, Abt B: Studien I. Springer, Berlin, S 131–182
- Reichert C (1837) Über die Visceralbogen der Wirbeltiere im allgemeinen und deren Metamorphosen bei den Vögeln und Säugethieren. *Müller's Archiv f. Anat Physiol Wiss Med*, S 120–122

- Reif WE (1975) Lenkende und limitierende Faktoren in der Evolution. *Acta Biotheor* 24: 136–162
- Reimarus HS (1973) *Hermann Samuel Reimarus (1695–1768), ein bekannter Unbekannter der Aufklärung in Hamburg: Veröffentlichung der Joachim Jungius Gesellschaft*. Vandenhoeck und Ruprecht, Göttingen
- Reiser OL (1968) The concept of evolution in philosophy, in Buchsbaum R (ed), *A Book That Shook the World*. Pittsburgh University Press, Pittsburgh, Penna., S 38–47
- Remane Adolf (1952) *Die Grundlagen des Natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik*. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig
- Rensch Bernhard (1929) *Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung*. Borntraeger, Berlin
- (1933) Zoologische Systematik und Artbildungsproblem. *Verh Dtsch Zool Ges* 1933: 19–83
 - (1934) *Kurze Anweisung für zoologische-systematische Studien*. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig
 - (1936) *Die Geschichte des Sundabogens*. Borntraeger, Berlin
 - (1947) *Neuere Probleme der Abstammungslehre*. Enke, Stuttgart
 - (1948) Organproportionen und Körpergröße bei Vögeln und Säugetieren. *Zool Jahrb. (Physiol)* 61: 337–450
 - (1960) The laws of evolution, in Tax (1960), 1: 95–116
 - (1968) *Biophilosophie auf erkenntnistheoretischer Grundlage*. (Panpsychistischer Identismus). Gustav Fischer, Stuttgart
 - (1971) *Biophilosophy*. Columbia University Press, New York
- Rhoades MM (1954) Lewis J Stadler, geneticist. *Science* 120: 553–554
- (1957) Lewis John Stadler, 1896–1954, in *Biogr Mem Nat Acad Sci*, 30: 329–347
- Ricklefs RE (1978) *Ecology*. Chiron Press, Portland, Ore
- Riddle Oscar (1954) *The Unleashing of Evolutionary Thought*. Vantage Press, New York
- Ridley HN (1930) *The Dispersal of Plants throughout the World*. Ashford, Kent
- Ritter WE (1919) *The Unity of the Organism, or, the Organismal Conception of Life*, Bde 1–2. Gorham Press, Boston
- Ritterbush Philip C (1964) *Overtures to Biology: The Speculations of Eighteenth Century Naturalists*. Yale University Press, New Haven and London
- Robbins H (1974) The statistical mode of thought, in J Neyman (ed), *The Heritage of Copernicus: Theories „More Pleasing to the Mind“*. MIT Press, Cambridge, S 417–432
- Roberts HF (1929) *Plant Hybridization before Mendel*. Princeton University Press, Princeton
- Robson GC, Richards OW (1936) *The Variation of Animals in Nature*. Longmans, Green, London
- Roe A, Simpson GG (eds) (1958) *Behavior and Evolution*. Yale University Press, New Haven
- Roe Shirley A (1981) *Matter, Life, and Generation*. Cambridge University Press, Cambridge
- Roger Jacques (ed) (1962) Buffon. Les époques de la nature. *Mém Mus Nat d'Hist Nat NS Sér C*, Bd 10. Editions du Muséum, Paris
- (1963) *Les sciences de la vie dans de la pensée Française du XVIIe et XVIIIe siècle*. Armand, Paris
- Roller DHD (ed) (1971) *Perspectives in the History of Science and Technology*. University of Oklahoma Press, Norman
- Roll-Hansen, Nils (1978 a) The genotype theory of Wilhelm Johannsen and its relation to plant breeding and the study of evolution. *Centaureus* 22: 201–235
- (1978 b) *Drosophila* genetics: a reductionist research program. *J Hist Biol* 11: 159–210
- Romanes George John (1892–1897) *Darwin, and after Darwin: An Exposition of the Darwinian Theory and a Discussion of Post-Darwinian Questions*, Bde 1–3. Open Court Publishing Co, Chicago
- (1893) *An Examination of Weismannism*. Longmans, Green, London
 - (1896) *Life and Letters*. Longmans, Green, London
- Rothschild WL, Jordan K (1903) Lepidoptera collected by Oscar Neumann. *Novit Zool* 10: 492
- Rousseau G (1969) Lamarck et Darwin. *Bull Mus Hist Nat* 41: 1029–41
- Roux W (1883) *Über die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren*. Engelmann, Leipzig (Auch in Roux W, 1895. *Ges Abh* 2: 125–143)
- Rudwick MJS (1970) The strategy of Lyell's *Principles of Geology*. *Isis* 61: 5–33
- (1971) Uniformity and progression: reflections on the structure of geological theory in the age of Lyell, in Roller (1971), S 209–227
 - (1972) *The Meaning of Fossils*. Macdonald, London

- (1977) Historical analogies in the geological work of Charles Lyell. *Janus* 64: 89–107
- Ruse M (1973) *The Philosophy of Biology*. Hutchinson, London
- (1975 a) Charles Darwin and artificial selection. *J Hist Ideas* 36: 339–350
- (1975 b) Darwin's debt to philosophy: an examination of the influence of the philosophical ideas of John FW Herschel and William Whewell on the development of Charles Darwin's theory of evolution. *Stud Hist Phil Sci* 6: 159–181
- (1975 c) The relationship between science and religion in Britain, 1830–1870. *Church Hist.* 44: 505–522
- (1979 a) *The Darwinian Revolution*. University of Chicago Press, Chicago
- (1979 b) *Sociobiology: Sense or Nonsense*. D Reidel, Boston
- Russell CA (ed) (1973) *Science and Religious Belief: A Selection of Recent Historical Studies*. University of London Press, London
- Russell ES (1916) *Form and Function: A Contribution to the History of Animal Morphology*. Murray, London
- (1930) *The Interpretation of Development and Heredity*. Clarendon Press, Oxford
- Russell Elizabeth S (1954) One man's influence: a tribute to William Ernest Castle. *J Hered* 45: 210–213
- Russett Cynthia E (1976) *Darwin in America: The Intellectual Response, 1865–1912*. WH Freeman, San Francisco
- Ryan Michael J (1980) Female mate choice in a neotropical frog. *Science* 209: 523–525
- Sachs Julius (1875) *Geschichte der Botanik (1530–1860)*.
- (1882) *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie*. Leipzig
- Sager R (1972) *Cytoplasmic Genes and Organelles*. Academic Press, New York
- Sageret Augustin (1826) Considerations sur la productions des hybrides des variantes et des variétés en general, et sur celles des Cucurbitacées en particulier. *Annales des Sci Nat Ser 1*, 8: 294–314
- Salvini-Plawen, L v, Mayr Ernst (1977) On the evolution of photoreceptors and eyes. *Evol Biol* 10: 207–263
- Salvini-Plawen L v, Splechtna H (1979) Zur Homologie der Keimblätter. *Z f zool Syst Evol-forsch* 17: 10–30
- Salzano FM (ed) (1975) *The Role of Natural Selection in Human Evolution*. North-Holland Publishing Co, Amsterdam
- Santillana G de (1961) *The Origins of Scientific Thought*. Mentor Books, New York
- Sarton George (1927–1948) *Introduction to the History of Science*. 3 Bde Williams and Wilkins, Baltimore
- Savioz R (1948) *La philosophie de Charles Bonnet de Genève*. Vrin, Paris
- Sayre A (1975) *Rosalind Franklin and DNA*. WW Norton, New York
- Schaffner KF (1969 a) Theories and explanations in biology. *J Hist Biol* 2: 19–33
- (1969 b) The Watson-Crick model and reductionism. *Brit J Phil Sci* 20: 325–348
- Scharff RF (1907) *European Animals: Their Geological History and Geographical Distribution*. Dutton, New York
- (1912) *Distribution and Origin of Life in America*. Macmillan, New York
- Schaxel J (1919) *Die Grundzüge der Theorienbildung in der Biologie*. Gustav Fischer, Jena
- Semper K (1880) *Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere*. Brockhaus, Leipzig
- Scherz Gustav (1971) *Dissertations on Steno as a Geologist*. University Press, Odense
- Schiemann E (1935) Erwin Baur. *Ber Deutsch Bot Ges* 52: 51–114
- Schierbeck A (1967) *Jan Swammerdam: His Life and Works*. Swets and Zeitlinger, Amsterdam
- Schindewolf OH (1936) *Paläontologie, Entwicklungslehre, und Genetik*. Borntraeger, Berlin
- (1941) Einige vergessene deutsche Vertreter des Abstammungsgedankens aus dem Anfange des 19. Jahrhunderts. *Paläont Zeitschr* 22: 139–168
- (1950) *Grundfragen der Paläontologie*. Schweizerbart, Stuttgart
- (1969) Über den „Typus“ in der morphologischen und phylogenetischen Biologie. *Abh Akad Wiss u Lit, Mainz, Math-Nat Kl*, no 4, S 58–131
- (1972) Phylogenie und Anthropologie aus paläontologischer Sicht, in Gadamer HG und Paul Vogler, *Neue Anthropologie*, Deutscher Taschenbuch Verlag, München. I: 247
- Schlegel H (1844) *Kritische Übersicht der europäischen Vögel*. Arnz und Comp, Leiden
- Schleiden MJ (1842) *Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik*. Leipzig

- (1863) *Das Alter des Menschengeschlechts, die Entdeckung der Arten und die Stellung des Menschen in der Natur. Drei Vorträge für gebildete Laien*. Engelmann, Leipzig
- Schleip W (1934) [Analyse von Weismanns Beitrag] *Naturwiss* 22: 33–41
- Schmalhausen II (1949) *Factors of Evolution: The Theory of Stabilizing Selection*. Blakiston, Philadelphia
- Schmidt J (1918) Racial studies in fishes. I. Statistical investigations with *Zoarces viviparus* L. *J Genet* 7: 105–118
- Schmidt Karl P (1955 a) Herpetology, in *A Century of Progress in the Natural Sciences 1853–1953*. California Academy of Sciences, San Francisco, S 591–627
- (1955 b) Animal geography, in *A Century of Progress in the Natural Sciences, 1853–1953*. California Academy of Sciences, San Francisco, S 767–794
- Schmidt-Nielsen K (1979) *Animal Physiology: Adaptation and Environment*. 2. Aufl Cambridge University Press, Cambridge
- Schmitt CB (1976) Science in the Italian universities in the sixteenth and early seventeenth centuries, in Crosland M (ed), *The Emergence of Science in Western Europe*. Science History Publications, New York, S 35–56
- Schneer CJ (ed) (1969) *Toward a History of Geology*. MIT Press, Cambridge
- Schopf JW (1978) The evolution of the earliest cells. *Sci Amer* 239: 110–138
- Schopf TJM, Thomas JM (eds) (1972) *Models in Paleobiology*. Freeman, Cooper, San Francisco
- Schrödinger E (1944) *What Is Life?* Cambridge University Press, Cambridge
- Schumacher I (1975) Die Entwicklungstheorie des Heidelberger Paläontologen und Zoologen Heinrich Georg Bronn (1800–1862). Dissertation Heidelberg. (Unveröffentlicht)
- Schultz Jack (1967) Innovators and controversies. [Rezension von Carlson (1966)] *Science* 157: 296–301
- Schuster A (1911) *The Progress of Physics*. Cambridge University Press, Cambridge
- (1913) *Ergebnisse der Physik*. JA Barth, Leipzig
- Schuster J (1930) Die Anfänge der wissenschaftlichen Erforschung der Geschichte des Lebens durch Cuvier und Geoffroy St Hilaire. *Arch Gesch Math Naturw u Technik*, 12, Pkt 3. Vogel, Leipzig
- Schwann Th (1839) *Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen*. Berlin
- Schwartz JS (1974) Charles Darwin's debt to Malthus and Edward Blyth. *J Hist Biol* 7: 301–318
- Schweber S (1977) The origin of the *Origin* revisited. *J Hist Biol* 10: 229–316
- Slater PL (1858) On the general geographical distribution of the members of the class Aves. *J Proc Linn Soc London (Zoology)* 2: 130–145
- Scott WB (1894) On variations and mutations. *Amer J Sci* (3) 48: 355–374
- Scriven M (1959) Explanation and prediction in evolutionary theory. *Science* 130: 477–482
- Searle GR (1976) *Eugenics and Politics in Britain*. Noordhoff, Leyden
- Sepkoski JJ (1979) A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. II. *Paleobiol* 5: 222–251
- Serrès E (1860) Principes d'embryogenie, de zoogenie, et de teratogenie. *Mém Acad Sci* 25: 1–943
- Severtzoff AN (1931) *Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution*. Gustav Fischer, Jena
- Seward AC (ed) (1909) *Darwin and Modern Science*. Cambridge University Press, Cambridge
- Sherrington CS (1906) *The Integrative Action of the Nervous System*. Yale University Press, New Haven
- Siewing R (1976) Probleme und neuere Erkenntnisse in der Grosssystematik der Wirbellosen. *Verh Dtsch Zool Ges* 1976: 59–83
- Simon HA (1962) The architecture of complexity. *Proc Amer Phil Soc* 106: 467–482
- Simon Michael A (1971) *The Matter of Life: Philosophical Problems of Biology*. Yale University Press, New Haven
- Simpson George Gaylord (1940) Mammals and land bridges. *J Wash Acad Sci* 30: 137–163
- (1943) Turtles and the origin of the fauna of Latin America. *Amer J Sci* 241: 413–429
- (1944) *Tempo and Mode in Evolution*. Columbia University Press, New York (dt *Zeitmaße und Ablaufformen der Evolution*. Musterschmidt, Göttingen 1951)
- (1945) The principles of classification and a classification of mammals. *Bull Amer Mus Nat Hist* 85: 1–350

- (1947) Holarctic mammalian faunas and continental relationships during the Cenozoic. *Bull Geol Soc Amer* 58: 613-688
- (1949) *The Meaning of Evolution*. Yale University Press, New Haven
- (1953) *The Major Features of Evolution*. Columbia University Press, New York
- (1959) Anatomy and morphology: classification and evolution, 1859 and 1959. *Proc Amer Phil Soc* 103: 286-306
- (1961 a) *Principles of Animal Taxonomy*. Columbia University Press, New York
- (1961 b) Lamarck, Darwin, and Butler. *Amer Scholar* 30: 238-249
- (1963) Biology and the nature of science. *Science* 139: 81-88
- (1964 a) Numerical taxonomy and biological classification. *Science* 144: 312-313
- (1964 b) *This View of Life*. Harcourt, Brace & World, New York
- (1965) *The Geography of Evolution: Collected Essays*. Chilton Books, Philadelphia
- (1970) Uniformitarianism: an inquiry into principle, theory, and method in geohistory and bio-history, in Hecht and Steere (1970), S 43-96
- (1974) The concept of progress in organic evolution. *Social Research*, S 28-51
- (1975) Recent advances in methods of phylogenetic inference, in WP Luckett and FS Szalay (eds), *Phylogeny of the Primates*. Plenum Press, New York, S 3-19
- (1980) *Splendid Isolation*. Yale University Press, New Haven
- Roe A, Lewontin RC (1960) *Quantitative Zoology*. Überarb Aufl Harcourt, Brace, & World, New York
- Singer C (1926) *The Evolution of Anatomy*. AA Knopf, New York
- Skottsberg CJF (1956) *The Natural History of Juan Fernandez and Easter Island*. I. *Geography, Geology, Origin of Island Life*. Almquist & Wiksell, Uppsala, S 193-438
- Sloan PR (1972) John Locke, John Ray, and the problem of the natural system. *J Hist Biol* 5: 1-53
- (1978) The impact of Buffon's taxonomic philosophy in German biology: the establishment of the biological species concept. *Proc XV Int Cong Hist Sci, Edinburgh*, S 531-539
- Slobodchikoff CN (ed) (1976) *Concepts of Species (A Reader)*. Benchmark Papers in Systematics and Evolutionary Biology, no 3
- Smart JJC (1963) *Philosophy and Scientific Realism*. Routledge & Kegan Paul, London
- (1968) *Between Science and Philosophy*. Random House, New York
- Smit P (1974) *History of the Life Sciences: An Annotated Bibliography*. Hafner Press, New York
- Smith CUM (1976) *The Problem of Life*. Macmillan, London
- Smith Roger (1972) Alfred Russel Wallace: philosophy of nature and man. *Brit J Hist Sci* 6 (22): 177-199
- Smith William (1815) *A Memoir to the Map and Delineation of the Strata of England and Wales with Part of Scotland*. London
- Smithies O (1955) Zone electrophoresis in starch gels: group variation in the serum proteins of normal human adults. *Biochem J* 61: 629-641
- Smuts JC (1926) *Holism and Evolution*. Macmillan, London
- Sneath PHA (1957) The application of computers to taxonomy. *J Gen Microbiol* 17: 201-226
- (1962) The construction of taxonomic groups, in *Microbial Classification, Symposia Society General Microbiol*, no 12. Cambridge University Press, Cambridge, S 289-332
- Snow CP (1959) *The Two Cultures and the Scientific Revolution*. Cambridge University Press, New York
- Sokal Robert R (1977) Clustering and classification: background and current directions, in *Classification and Clustering*. Academic Press, New York
- Sneath PHA (1963) *Principles of Numerical Taxonomy*. WH Freeman, London (Überarb Aufl 1973)
- Crovello TJ (1970) The biological species concept: a critical evaluation. *Amer Nat* 104: 127-153
- Solbrig Otto (ed) (1979) *Fifty Years of Plant Taxonomy*. Columbia University Press, New York
- Jain Sudbodh, Johnson George B, Raven Peter H (1979) *Topics in Plant Population Biology*. Columbia University Press, New York
- Sonneborn TM (1957) Breeding systems, reproductive methods, and species problems in protozoa, in Mayr (1957) S 155-324
- (1975) The *Paramecium aurelia* complex of fourteen sibling species. *Trans Amer Micr Soc* 94: 155-178

- Schneller MV (1979) A genetic system for alternative stable characteristics in genomically identical homozygous clones. *Developmental Genetics* 1: 21–46
- Spencer Herbert (1862–1896) *A System of Synthetic Philosophy*. 10 Bde I. *First Principles*. 1862. Williams & Norgate, London
- (1868) *Essays: Scientific, Political, and Speculative*. London
- Spieß H (ed) (1962) *Papers on Animal Population Genetics*. Little, Brown & Co, Boston
- Sprague TA (1950) The evolution of botanical taxonomy from Theophrastus to Linnaeus, in *Lectures on the Development of Taxonomy*. Linnean Society, London, S 1–23
- Stadler LJ (1954) The gene. *Science* 120: 811–819
- Stafleu FA (1963) Adanson and his „Familles des plantes“, in Adanson, Carnegie Institute of Technology Monograph Series, no 1. Hunt Botanical Library, Pittsburgh, Penna. 1: 123–264
- (1969) Biosystematic Pathways Anno 1969. *Taxon* 18: 485–500
- (1971) *Linnaeus and the Linnaeans*. International Association for Plant Taxonomy, Utrecht
- Stanier RY, van Niel CB (1942) The concept of a bacterium. *Arch Microbiol* 42: 17–35
- Doudoroff M, Adelberg EA (1970) *The Microbial World* 3. Aufl Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ
- Stanley SM (1979) *Macroevolution: Pattern and Process*. WH Freeman, San Francisco
- Stannard J (1979) Natural history, in Lindberg DC (ed), *Science in the Middle Ages*. University of Chicago Press, Chicago
- Starck D (1962) *Der heutige Stand des Fetalisationsproblems*. Parey, Hamburg Berlin
- Staudinger H (1920) Über Polymerisation. *Ber Dtsch Chem Ges* 53: 1073–85
- Stauffer RS (1960) Ecology in the long manuscript version of Darwin's *Origin of Species* and Linnaeus' *Oeconomy of Nature*. *Proc Amer Phil Soc* 104: 235–241. (Siehe auch Darwin C [1976])
- Stearn WT (1959) The background of Linnaeus's contributions to the nomenclature and methods of systematic biology. *Syst Zool* 8: 4–22
- (1962) *Three Prefaces on Linnaeus and Robert Brown*. J Cramer, Weinheim
- (1971) Linnaean classification, nomenclature, and method, in Blunt, W (ed) *The Compleat Naturalist*. London, S 242–252
- Stebbins G Ledyard (1950) *Variation and Evolution in Plants*. Columbia University Press, New York
- (1969) *The Basis of Progressive Evolution*. Chapel Hill: University of North Carolina Press
- (1971) *Chromosomal Evolution in Higher Plants*. Addison-Wesley Publishing Co, Reading, Mass
- (1974) *Flowering Plants: Evolution above the Species Level*. Harvard University Press, Cambridge
- (1977) In defense of evolution: tautology or theory? *Am Nat* 111: 386–394
- (1979) Fifty years of plant evolution, in Solbrig (1979) S 18–41
- Stebbins RE (1974) Frankreich, in Glick (1974), S 117–167
- Stein E (1950) Dem Gedächtniss von Carl Erich Correns. *Naturwiss.* 37: 457–463
- Stent G (1972) Prematurity and uniqueness in scientific discovery. *Sci Amer* 227: 84–93
- Stern C (1968) Mendel and human genetics, in *Genetic Mosaics*. Harvard University Press, Cambridge, S 1–26
- Sherwood Eva R (eds) (1966) *The Origin of Genetics: A Mendel Source Book*. WH Freeman, San Francisco
- Stern E (1978) A note on the „three discoveries“ of Mendelism. *Folia Mendeliana* 13: 237–240
- Storer NW (1973) Introduction to Merton (1973) University of Chicago Press, Chicago
- Strasburger E (1884) *Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen, als Grundlage für eine Theorie der Zeugung*. Gustav Fischer, Jena
- (1909) The minute structure of cells in relation to heredity, in Seward (1909) S 102–111
- Stresemann E (1919) Über die europäischen Baumläufer. *Verh Orn Ges Bayern* 14: 39–74
- (1951) *Die Entwicklung der Ornithologie von Aristoteles bis zur Gegenwart*. Peters, Berlin (Engl Aufl *Ornithology: From Aristotle to the Present*. Harvard University Press, Cambridge 1975)
- Strickland HE (1840) Observation upon the affinities and analogies of organized beings. *Ann Mag Nat Hist* 4: 219–226
- (1846) On the structural relations of organized beings. *Phil Mag* 28: 354–364
- Stubbe H (1965) *Kurze Geschichte der Genetik bis zur Wiederentdeckung der Vererbungsregeln Gregor Mendels*. 2. Aufl Gustav Fischer, Jena
- (1966) *Genetik und Zytologie von Antirrhinum*. Gustav Fischer, Jena
- Studnicka FK (1931) Aus der Vorgeschichte der Zellentheorie. *Anat Anz* 73: 390–416

- Sturtevant AH (1913) The linear arrangement of six sex-linked factors in *Drosophila*, as shown by their mode of association. *J Exp Zool* 14: 43–59
- (1939) On the subdivision of the genus *Drosophila*. *Proc Nat Acad Sci* 25: 137–141
 - (1942) *The Classification of the Genus Drosophila*. University of Texas Publ no 4213
 - (1944) Book review: *Drosophila pseudoobscura*. *Ecology* 25: 476
 - (1959) Thomas Hunt Morgan, 1866–1945. *Biogr Mem Nat Acad Sci* 33: 283–325
 - (1961) *Genetics and Evolution: Selected Papers of AH Sturtevant* (ed EB Lewis) WH Freeman, San Francisco
 - (1965a) The early Mendelians. *Proc Amer Phil Soc* 109: 199–204
 - (1965b) *A History of Genetics*. McGraw-Hill, New York
- Sulloway Frank J (1970) Geographic isolation in Darwin's thinking: a developmental study of the growth of an idea. (Unveröffentlichter Aufsatz, Harvard)
- (1979) Geographic isolation in Darwin's thinking: the vicissitudes of a crucial idea. *Stud Hist Biol* 3: 23–65
 - (1982) The *Beagle's* collection of Darwin's finches (Geospizae). *Bull Brit Mus (Nat Hist) Zool Ser*
 - (1984) *The roots of intellectual rebellion: family constellations and scientific revolutions*
 - (in Vorber) Darwin's genius
- Sumner F (1932) Genetic, distributional, and evolutionary studies of the subspecies of deer-mice (*Peromyscus*). *Bibl genetica* 9: 1–106
- Suppes P (1969) *Studies in the Methodology and Foundations of Science*. D Reidel, Dordrecht
- Svenson HK (1945) On the descriptive method of Linnaeus. *Rhodora* 47: 273–302, 363–388
- (1953) Linnaeus and the species problem. *Taxon* 2: 55–58
- Swanson Carl P (1957) *Cytology and Cytogenetics*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ
- Swinburne RG (1965) Galton's Law – formulation and development. *Ann Sci* 21: 15–31
- Szalay FS (1977) Ancestors, descendants, sister groups and testing of phylogenetic hypotheses. *Syst Zool* 26, 12–18
- Szyfman L (1977) Lamarck's later species concept *Bull Biol France* 777: 209–229
- Takeuchi H, Uyeda S, Kanamori H (1970) *Debate about the Earth*. WH Freeman, San Francisco
- Taton René (1958) *La science moderne (de 1450 a 1800)*. Presses Universitaires de France, Paris
- (1964) *The Beginnings of Modern Science, from 1450 to 1800*. Thames & Hudson, London
- Taylor JH (ed) (1965) *Selected Papers on Molecular Genetics*. Academic Press, New York
- Tax Sol (ed) (1960) *Evolution after Darwin. I. The Evolution of Life: Its Origin, History, and Future*. University of Chicago Press, Chicago
- Temkin O (1959) The idea of descent in post-Romantic German biology: 1848–1858, in Glass, Temkin, and Strauss (1959), S 323–355
- (1963) Basic science, medicine, and the romantic era. *Bull Hist Med* 37: 97–129
- Templeton Alan R (1980) The theory of speciation via the founder principle. *Genetics* 94: 1011–38
- Thoday JM (1966) Mendel's work as an introduction to genetics. *Advancement Sci* 23: 120–134
- (1975) Non-Darwinian „evolution“ and biological progress. *Nature* 255: 675–677
- Thompson d'Arcy (1917) *On Growth and Form*. Cambridge University Press, Cambridge
- Thompson JN Jr, Thoday JM (1979) *Quantitative Genetic Variation*. Academic Press, New York
- Thorndike L (1945) *The Herbal of Rufinus*. University of Chicago Press, Chicago
- (1958–1960) *A History of Magic and Experimental Science*. 8 Bde Columbia University Press, New York
- Thorne RF (1973) The „Amentiferae“ or Hamamelidae as an artificial group. *Brittonia* 25: 395–405
- Thorpe WH (1930) Biological races in insects and allied groups. *Biol Rev* 5: 177
- (1940) Ecology and the future of systematics, in Huxley JS (1940), S 341–364
- Throckmorton LH (1968) Concordance and discordance of taxonomic characters in *Drosophila* classification. *Syst Zool* 17: 355–387
- (1978) Molecular phylogenies, in Romberger JA, Foote RH, Knutson L, Lentz PL (eds), *Beltville Symposia in Agricultural Research 2. Biosystematics in Agriculture*. Allanheld, Osmun and Co. Montclair NJ; John Wiley & Sons, New York
- Timofeeff-Ressovsky HH, Timofeeff-Ressovsky NW (1927) Genetische Analyse einer freilebenden *Drosophila melanogaster* Population. *Roux Arch Entw Mech* 109: 70
- Timofeeff-Ressovsky NW (1925) Studies on the phenotypic manifestation of hereditary factors. *Zurn Eksp Biol* 1

- Zimmer KG, Delbrück Max (1935) Über die Natur der Genmutation und der Genstruktur. *Nachr Ges Wiss Göttingen, Math-Phys Kl* 6: 189–245
- Toulmin S (1972) *Human Understanding*. Princeton University Press, Princeton
- Goodfield J (1965) *The Discovery of Time*. Harper & Row, New York
- Tristram HB (1859) On the ornithology of Northern Africa (Sahara). *Ibis* (Oktober): 429–433 (Siehe auch IB Cohen [in Druck])
- Trivers Robert (1972) Parental investment and sexual selection, in Campbell (1972), S 136–179
- Troeltsch E (1922) *Der Historismus und seine Probleme*. Mohr, Tübingen
- Troll W (ed) (1926) *Goethe's Morphologische Schriften*. Eugen Diederichs, Jena
- Tschulok S (1922) *Deszendenzlehre (Entwicklungslehre): Ein Lehrbuch auf historischkritischer Grundlage*. Gustav Fischer, Jena
- (1937) *Lamarck, eine kritischhistorische Studie*. Max Nischen, Zürich und Leipzig
- Turesson G (1922) The genotypic response of the plant species to the habitat. *Hereditas* 3: 211–350
- Turner John RG (1971) Studies of Müllerian mimicry and its evolution in burnet moths and heliconid butterflies, in Creed R (ed), *Ecological Genetics and Evolution*. Blackwell, Oxford, S 224–260
- (1977) Butterfly mimicry: the genetical evolution of adaptation. *Evol Biol* 10: 163–206
- (1978) Why male butterflies are non-mimetic: natural selection, sexual selection, group selection, modification, and sieving. *Biol J Linn Soc* 10: 385–432
- Johnson MS, Eames WF (1979) Contrasted modes of evolution in the same genome: allozymes and adaptive change in *Heliconius*. *Proc Nat Acad Sci* 76: 1924–28
- Tuxen SL (1973) Entomology systematizes and describes: 1700–1815, in Smith RF, Mittler TE, Smith CN, *History of Entomology*. Annual Reviews, Palo Alto, S 95–118
- Udvardy MDF (1969) *Dynamic Zoogeography*. Van Nostrand Reinhold, New York
- Uhlmann E (1923) Entwicklungsgedanke und Artbegriff. *Jena Z Naturwiss* 59: 1–116
- Ulrich W (1972) Die Geschichte des Archicoelomatenbegriffs und die Archicoelomatennatur der Pogonophoren. *Zf zool Syst Evol-forsch* 10: 301–320
- Unger F (1852) *Versuch einer Geschichte der Pflanzenwelt*. Braumüller, Wien
- Ungerer E (1966) *Die Wissenschaft vom Leben*, Bd 3. Karl Alber, Freiburg und München
- Uyeda S (1978) *The New View of the Earth*. WH Freeman, San Francisco
- Vandel A (1968) *La genèse du vivant*. Masson, Paris
- Van Valen L (1973) A new evolutionary law. *Evol Theory* 1: 1–30
- (1976) Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon* 25: 233–239
- Vartanian Aram (1950) Trembley's polyp, La Mettrie, and eighteenth-century French materialism. *J Hist Ideas* 11: 259–286
- (1953) *Diderot and Descartes*. Princeton University Press, Princeton
- Vend्रेly R, Vend्रेly C (1949) La teneur de noyau cellulaire en acide désoxyribonucleique à travers les organes, les individus et les espèces animales. *Experientia* 5: 327–329
- Vent W (ed) (1974) *Widerspiegelung der Binnenstruktur und Dynamik der Art in der Botanik*. Akademie-Verlag, Berlin
- Verlot B (1864) Mémoire sur la production et la fixation des variétés dans les plantes d'ornement. *J soc hort Paris* 10
- Vico Giambattista (1725) *Scienza Nuova* (Engl Übers TG Bergin and MH Fish 1968. *The New Science of Giambattista Vico*. Cornell University Press, Ithaca)
- Virchow R (1858) *Die Cellularpathologie in ihrer Begründung auf physiologische und pathologische Gewebelehre*. Hirschwald, Berlin
- Voeller Bruce (ed) (1968) *The Chromosome Theory of Inheritance: Classic Papers in Development and Heredity*. Appleton-Century-Crofts, New York
- Vorzimmer P (1963) Charles Darwin and blending inheritance. *Isis* 54: 371–390
- (1965) Darwin's ecology and its influence upon his theory. *Isis* 56: 148–156
- (1969) Darwin, Malthus, and the theory of natural selection. *J Hist Ideas* 30: 527–542
- (1970) *Charles Darwin, The Years of Controversy: The Origin of Species and Its Critics, 1859–1882*. Temple University Press, Philadelphia
- (1975) An early Darwin manuscript: the „outline and draft of 1839“. *J Hist Biol* 8: 191–217
- Voss EG (1952) The history of keys and phylogenetic trees in systematic biology. *J Sci Labs Denison University* 43: 1–25
- Waddington CH (1957) *The Strategy of the Genes*. Allen & Unwin, London

- (ed) (1968–1972) *Towards a Theoretical Biology*. 4 Bde Edinburgh University Press, Edinburgh
- Wagner Moritz (1841) *Reisen in der Regentschaft Algier in den Jahren 1836, 1837, and 1838*. Leopold Voss, Leipzig
- (1889) *Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung*. Benno Schwalbe, Basel
- Wagner WH (1970) Biosystematics and evolutionary noise. *Taxon* 19: 146–151
- Wallace AR (1853) *A Narrative of Travels on the Amazon and Rio Negro*. Reeve & Co, London
- (1855) On the law which has regulated the introduction of new species. *The Annals and Magazine of Natural History* ser 2, 16: 184–196. (Nachdruck in McKinney [1971])
- (1858) On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type. *J Proc Linn Soc (Zoology)* 3: 53–62
- (1866) On the phenomena of variation and geographical distribution as illustrated by the *Papilionidae* of the Malayan region. *Trans Linn Soc London* 25: 1–72
- (1870) *Contributions to the Theory of Natural Selection*. Macmillan, London
- (1876) *The Geographical Distribution of Animals*. 2 Bde Macmillan, London
- (1880) *Island Life*. Macmillan, London
- (1891) *Natural Selection and Tropical Nature*. Macmillan, London
- (1905) *My Life: A Record of Events and Opinions*. 2 Bde Dodd, Mead & Co, New York
- Walsh BD (1864) On phytophagic varieties and phytophagic species, with remarks on the unity of coloration in insects. *Proc Ent Soc Philadelphia* 5: 194–215
- Warburton FE (1967) The purposes of classification. *Syst Zool* 26: 241–245
- Warming JEB (1896) *Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie*. Berlin
- Watson JD (1968) *The Double Helix*. Atheneum, New York
- Watson JD, Crick FHC (1953 a) Molecular structure of nucleic acids: a structure for deoxyribose nucleic acid. *Nature* 171: 737–738
- (1953 b) Genetical implications of the structure of deoxyribonucleic acid. *Nature* 171: 964–967
- Wegener A (1915) *Die Entstehung der Kontinente und Ozeane*. Vieweg, Braunschweig
- Weidenreich F (1929) Vererbungsexperiment und vergleichende Morphologie. *Paläont Zeitschr* 11: 275–286
- Weiling F (1966) Hat JG Mendel bei seinen Versuchen „zu genau“ gearbeitet? *Der Züchter* 36, H 8
- Weinstein A (1962) The reception of Mendel's paper by his contemporaries. *Proc 10th Cong Hist Sci* 17: 492–497
- Weismann August (1868) *Über die Berechtigung der Darwinschen Theorie*. Engelmann, Leipzig
- (1872) *Über den Einfluß der Isolierung auf die Artbildung*. Engelmann, Leipzig
- (1883) *Über die Vererbung*. Gustav Fischer, Jena
- (1885) *Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung*. Gustav Fischer, Jena
- (1886) *Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektionstheorie*. Gustav Fischer, Jena
- (1889) *Essays upon Heredity*. Clarendon Press, Oxford (2. Aufl 1892)
- (1892) *Das Keimplasma: Eine Theorie der Vererbung*. Gustav Fischer, Jena
- (1893) *Die Allmacht der Naturzüchtung*. Gustav Fischer, Jena
- (1895) *Neue Gedanken zur Vererbungsfrage*. Gustav Fischer, Jena
- (1896) *Über Germinal Selektion: Eine Quelle bestimmt gerichteter Variation*. Gustav Fischer, Jena
- (1899) Thatsachen und Auslegungen in Bezug auf Regeneration. *Anat Anz* 15: 1–31
- (1909) The selection theory, in Seward, (1909) S 18–65
- Weisskopf V (1977) The frontiers and limits of science. *Amer Sci* 65: 405–411
- Wells George A (1967) Goethe and evolution. *J Hist Ideas* 28: 537–550
- Wells KD (1971) Sir William Lawrence (1783–1867): a study of pre-Darwinian ideas on heredity and variation. *J Hist Biol* 4: 319–361
- (1974) The historical context of natural selection: the case of Patrick Matthew. *J Hist Biol* 6: 225–258
- Wells William Charles (1818) *An Account of a Female of the White Race of Mankind, Part of Whose Skin Resembles That of a Negro, with Some Observations on the Cause of the Differences in Colour and Form between the White and Negro Races of Man. In Appendix to Two Essays: One upon a Single Vision with Two Eyes, The Other on Dew*. Archibald Constable, London
- Werner B (1975) Bau und Lebensgeschichte des Polypen von *Tripedalia cytophora* (Cubozoa, class nov, Carybdeidae) und seine Bedeutung für die Evolution der *Cnidaria*. *Helgol wiss Meeresunters* 27: 461–504

- West-Eberhard Mary Jane (1979) Sexual selection, social competition, and evolution. *Proc Amer Phil Soc* 123: 222–235
- Wettstein F v (1926) Über plasmatische Vererbung. *Nachr Ges Wiss Göttingen Math-Phys Kl* 250–281
- (1940) Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem. II. Zur Frage der Polyploidie als Artbildungs-faktor. *Ber Dtsch Bot Ges* 58: 374–388
- Wettstein R (1898) *Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode in der Pflanzensystematik*. Gustav Fischer, Jena
- White Leslie A (1959) *The Evolution of Culture*. McGraw-Hill, New York
- White Lynn (1967) The historical roots of the ecological crisis. *Science* 255: 1203–17
- White M (1963) The logic of historical narration, in Hook (1963), S 4
- White MJD (1973) *Animal Cytology and Evolution*. 3. Aufl Cambridge University Press, London
- (1978) *Modes of Speciation*. WH Freeman, San Francisco
- Whitehouse HLK (1965) *Towards an Understanding of the Mechanism of Heredity*. Edward Arnold, London
- Whitman Charles Otis (1969) *Posthumous Works of Charles Otis Whitman* (ed Harvey A Carr). I *Orthogenetic Evolution in Pigeons*. Carnegie Institution, Washington DC
- Whyte LL, Wilson A, Wilson D (eds) (1969) *Hierarchical Structures*. Elsevier, New York
- Wickler W (1968) *Mimicry in Plants and Animals*. Weidenfeld & Nicolson, London
- Wiesner J (1892) *Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz*. Wien
- Wiley EO (1978) The evolutionary species concept reconsidered. *Syst Zool* 27: 17–26
- Wilkie JS (1959) Buffon, Lamarck, and Darwin: the originality of Darwin's theory of evolution, in Bell (1959), S 262–307
- Williams GC (1966) *Adaptation and Natural Selection*. Princeton University Press, Princeton
- (1975) *Sex and Evolution*. Princeton University Press, Princeton
- Williams Mary B (1973 a) Falsifiable predictions of evolutionary theory. *Phil Sci* 40: 518–537
- (1973 b) The logical status of the theory of natural selection and other evolutionary controversies, in Bunge M (ed), *The Methodological Unity of Science*. D Reidel, Dordrecht, S 84–102
- Willis JC (1922) *Age and Area*. Cambridge University Press, Cambridge
- (1940) *The Course of Evolution by Differentiation or Divergent Mutation Rather than by Selection*. Cambridge University Press, Cambridge
- Wilson AC, Carlson SS, White TJ (1977) Biochemical evolution. *Ann Rev Biochem* 46: 573–639
- Wilson AC, Sarich VM, Maxon LR (1974) The importance of gene arrangement in evolution: evidence from studies on rates of chromosomal, protein, and anatomical evolution. *Proc Nat Acad Sci* 71: 3028–30
- Wilson EB (1896) *The Cell in Development and Inheritance*. Macmillan, New York
- (1925) *The Cell in Development and Heredity*. 3 Aufl Macmillan, New York
- Wilson EO (1975) *Sociobiology*. Harvard University Press, Cambridge
- Wilson JT (ed) (1976) *Continents Adrift and Continents Aground*. WH Freeman, San Francisco
- Wilson JW (1944) Cellular tissue and the dawn of the cell theory. *Isis* 35: 168–173
- Wilson Leonard G (1972) *Charles Lyell, The Years to 1841: The Revolution in Geology*. Yale University Press, New Haven
- (1980) Geology on the eve of Charles Lyell's first visit to America, 1841. *Proc Amer Phil Soc* 124: 168–202
- (ed) (1970) *Sir Charles Lyell's Scientific Journals on the Species Question*. Yale University Press, New Haven
- Wilson RJ (1967) *Darwinism and the American Intellectual: A Book of Readings*. Dorsey Press, Homewood, Ill
- Wimsatt WC (1972) Teleology and the logic structure of function statements. *Stud Hist Phil Sci* 3: 1–80
- Winkler H (1924) Über die Rolle von Kern und Protoplasma bei der Vererbung. *Z ind Abst Vererb* 33: 238–253
- Winsor Mary P (1969) Barnacle larvae in the nineteenth century: a case study in taxonomic theory. *J Hist Med Allied Sci* 24: 294–309
- (1976 a) The development of Linnaean insect classification. *Taxon* 25: 57–67
- (1976 b) *Starfish, Jellyfish, and the Order of Life*. Yale University Press, New Haven

- Woese Carl R, Fox, George E (1977) Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. *Proc Nat Acad Sci* 74: 5088–90
- Wollaston TV (1860) Review of the *Origin of Species*. *Ann Mag Nat Hist* 5: 132–143
- Wood RJ (1973) Robert Bakewell (1725–1795), pioneer animal breeder and his influence on Charles Darwin. *Casopis Morav Musea* 58: 231–242 (*Folia Mendel* 8)
- Woodger JH (1929) *Biological Principles: A Critical Study*. Routledge & Kegan Paul, London
- Wright Sewall (1930) The genetical theory of natural selection: a review. *J Hered* 21: 349–356
- (1931 a) Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97–159
 - (1931 b) Statistical theory of evolution. *Amer Stat J März-Beilage* S 201–208
 - (1932) The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution. *Proc 6th Int Cong Genetics, Ithaca* 1: 356–366
 - (1967) Comments on the preliminary working papers of Eden and Waddington, in Moorhead and Kaplan (1967), S 117–120
 - (1978) *Evolution and the Genetics of Populations*. IV. *Variability within and among Natural Populations*. University of Chicago Press, Chicago and London
 - Dobzhansky, Th (1946) Genetics of natural populations. XII. *Genetics* 31: 125–156
- Wyatt HV (1974) How history has blended. *Nature* 249: 803–805
- Wynne-Edwards VC (1962) *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Oliver & Boyd, Edinburgh and London
- Young RM (1969) Malthus and the evolutionists: the common context of biological and social theory. *Past and Present* 43: 109–141
- (1971) Darwin's metaphor: does nature select? *Monist* 55: 442–503
- Yule GU (1902) Mendel's laws and their probable relations to intraracial heredity. *New Phytologist* 1: 194–238
- Zangerl Rainer (1948 a) The methods of comparative anatomy and its contribution to the study of evolution. *Evolution* 2: 351–374
- (1948 b) The vertebrate fauna of the Selma formation of Alabama. II. The Pleurodiran turtles. *Field. Geol Mem* 3: 23–56
- Zimmermann, EAW (1778–1783) *Geographische Geschichte des Menschen und der allgemein verbreiteten Tiere*, Bde 1–3. Leipzig
- Zimmermann W (1935) Rassen- und Artbildung bei Wildpflanzen *Forsch u Fortschr* 11: 272–274
- (1938) *Vererbung „Erworbener Eigenschaften“ und Auslese*. Gustav Fischer, Jena
 - (1953) *Evolution: Die Geschichte ihrer Probleme und Erkenntnisse*. Karl Alber, Freiburg
- Zirkle C (1935) *The Beginnings of Plant Hybridization*. University of Pennsylvania Press, Philadelphia
- (1941) Natural selection before the „Origin of Species“. *Proc Amer Phil Soc* 84: 71–123
 - (1946) The discovery of sex-influenced, sex limited, and sex-linked heredity, in *Studies and Essays ... in Honor of George Sarton*, S 169–194
 - (1946) The early history of the idea of the inheritance of acquired characters and of pangenesis. *Trans Amer Phil Soc NS* 35: 91–151
 - (1951 a) Gregor Mendel and his precursors. *Isis* 42: 97–104
 - (1951 b) The knowledge of heredity before 1900, in Dunn (1951), S 35–57
 - (1959) Species before Darwin. *Proc Amer Phil Soc* 103: 636–644
 - (1968) The role of Liberty Hyde Bailey and Hugo de Vries in the rediscovery of Mendelism. *J Hist Biol* 1: 205–218
- Zirnstein G (1979) Die Hauptaspekte von Lamarck's Evolutionshypothese und die Biologie von 1859 *Biol Rdsch* 17: 345–366
- Zittel KA v (1899) *Geschichte der Geologie und Paläontologie bis Ende des 19. Jahrhunderts*. Oldenbourg, München und Leipzig
- Zuckerkandl E (1975) The appearance of new structures and functions in protein during evolution. *J Mol Evol* 7: 1–57
- Pauling L (1962) In Kasha M, Pullman B (eds), *Horizons in Biochemistry*. Academic Press, New York S 189–225.

Personen- und Sachverzeichnis

- Abel, O. 493
- Abwärtsklassifikation 128, 153
- Achatinella* 445
- Adams, M. 431, 447
- Adanson, M. 155–156, 180, 209
- Adaptation 41, 285, 387
- „Affinität“ 162, 172
- Agamospezies 224
- Agassiz, L. 95, 115, 120, 173, 261, 333, 354, 406, 424, 430, 551, 674–5
- über dreifachen Parallelismus 379
- über Klassifikation 689
- Ähnlichkeit 162, 172, 365
- Aktualismus 301
- Albertus Magnus 72, 132
- Aldrovandi 135
- Alkaptonurie 659
- Allel 589, 604
- Allelie, multiple 604
- Allen, J. E. 454
- Allospezies 234
- Alternative Möglichkeiten 675
- Altmann, R. 650
- Altruismus 481
- Altum, B. 217
- Alvarez, L. W. 499
- Amazonas 333
- Amici, J. B. 532
- Ammoniten 497
- Amphimixis* 432
- Analogie 162, 357, 366, 676
- Anatomie, innere 147
- Anaxagoras 241
- Anaximander 240
- Ancestrales Erbgut 626
- „Ancon“-Schafe 412, 593
- Anderson, E. 228
- Animismus 70
- Anopheles maculipennis* 226
- Anpassung 41, 285, 387
- Anthropozentrismus 401, 407
- Antirrhinum* 449
- Apomixis 530, 579
- Aquin, Thomas von 76
- Araber 75
- Arbeitshypothesen, multiple 23
- Archaeopteryx* 343, 490
- Arche Noah 253
- Archetyp 366, 371
- Aristogenese 425
- Aristoteles 21, 26, 40, 41, 42, 44, 73, 110, 204
- , Anfänge der Morphologie 365
- gegen Evolution 243–245
- , Literatur 688
- und Klassifikation 121–124, 690
- über Vererbung 509
- Art 109, 202–238
- , essentialistische 206
- , nicht-dimensionale 218, 230
- Artbegriff 204–224
- , biologischer 217–221
- , Buffons 266
- , Cuviers 693
- , Darwins 213, 214, 215, 694
- , essentialistischer 209, 218
- , Linnaeus' 693
- , nominalistischer 212
- , typologischer 211
- Artbildung, s. Speziation
- Arten, s. auch Artbildung, Artbegriff
- , ausgestorbene 276
- , Bedeutung 237–238
- , Einführung neuer 324, 403
- , einzigartige Eigenschaften 683
- , evolutionäre 236
- , Konstanz 515
- , polytypische 232–234
- , Sorten 223
- Arten in der Paläontologie 235
- bei Pflanzen 229
- bei Prokaryota 227
- Artenkreise 234
- Artgrenze 694
- Arthybriden 208, 518
- züchter 514–520
- Artkategorie 204
- Artproblem 202, 434, 450
- Artaxon 204
- Ascaris* 543, 683
- Asexualität 223, 227 (s. auch uniparentale Fortpflanzung)
- Atomlehre 71
- Auerbach, C. 534, 640
- Aufklärung 88, 256, 695
- Aufspaltung 572
- Aufwärtsklassifikation 152–156
- Augen, Entwicklung 491
- Ausbreitung 357, 359, 360, 699
- Auslese
- , disruptive 472, 486
- , Gruppen 478–479
- , katastrophische 483
- , Kosten 478
- , künstliche 389–390, 411
- , natürliche 41, 47, 408, 470–482
- , sexuelle 479, 480, 705
- , stabilisierende 391, 472
- , Verwandtschafts 481
- , Ziel 473
- , Zweideutigkeit des Ausdrucks 416
- Auslesevorteil, kleiner 445
- Auslösungstheorie der Ontogenie 561
- Ausmerzung 391
- Aussterben 254, 260, 276–

- 278, 294, 324, 346, 382,
497–499
Australopithecus 499
Autapomorphien 188, 692
Autogenese 287
Autosomen 602
Avery, O. T. 101, 653
Ayala, F. J. 19, 30, 190, 476
- Bacon, Francis 24, 79
Baer, K. E. von 207, 309, 378,
413, 424, 530
– und Entwicklungsgesetze
378
– und Teleologie 413, 687
Baker, J. 57
Bakewell, R. 547
Balbiani, E. G. 540
Baldwin, J. M. 48, 58
Balme, D. M. 9, 205
Banks, J. 144, 691
Barber, B. 667
Bar-Gen 636
Barghoorn, E. 345, 495
Barthélemy-Madaule, M. 285
Barthelmess, A. 506
Bary, A. de 174
Bateman, A. J. 480
Bates, H. W. 333, 410, 419
Bateson, W. 35, 437, 587, 603,
620, 651, 704
– über Ausnahmen 587
Bates'sche Mimikry 419
Bather, F. A. 494
Bauer, H. 635
Bauhin, C. 127
Baum des Porphyrios 128
Bauplan 374–375
Baur, E. 449, 628
Bayle, P. 33
Beach, F. A. 683
Beadle, G. 639
Beagle 213, 317–318
Beckner, M. 52, 152
Becoeur, J. B. 137
Beer, G. R. de 493
Befruchtung 60, 529–533, 575
beginnende Arten 227
Begriffe 15, 21, 36
–, Beziehungen 62–63
Belling, J. 613, 635
Belon, P. 135, 365
Beneden, P. J. van 543
Bentham, G. 407
Benzer, S. 642
Beobachtung als wissenschaft-
liche Methode 24, 26, 27
- Bergmann, C. 454
beschreibende Forschung 58
Bessey, C. E. 213
Beweis 22
Bewertung von Merkmalen
129, 149, 179, 180, 690
– a posteriori 156, 180
Bewußtsein 61
Biochemie 100
biogenetisches Gesetz 379
Biogeographie 268, 351,
354–363, 699
–, kausale 356
–, ökologische 363
–, regionale 358
Biogeographie nach 1859
358–363
Biologie 35–56
–, Anfänge 30, 89
–, Begriffsstruktur 18–68
–, Emanzipation 28–30,
35–56, 79, 107, 542
–, Evolutions 57
–, Funktions 57
–, geistige Millieu 69–108
– innerhalb der Naturwissen-
schaften 27–56
–, Molekular 100–101
–, Philosophie 61–63
– und Philosophie 104–106
– und Wertmaßstäbe 65, 66
biologische Art 219, 224, 225
Biometriker 442, 444
Biophore 562
Biosystematik 222
biotische Distrikte 359
Bischoff, T. L. W. 531
Blumenbach, J. F. 161, 270,
276, 298, 422, 449, 550, 695
Blütenbiologie 529
Blütenpflanzen 196
Blyth, E. 392
Bock, H. 125–126
Bock, W. 192, 474, 497, 705
Boerhaave, H. 524
„Bohnensack“-Genetik 55,
448
Boie, H. 111
Boivin, A. 654
Böker, H. 374
Bonnet, C. 260, 279, 530
Botanische Gärten 134
Bourdier, F. 289
Boveri, T. 543, 598–600, 610,
628, 649, 683
Boycott, A. E. 629
Boyle, R. 249
- Brachet, J. 710
Braque, G. 55
Braun, A. 367
Brehm, C. L. 211
Bridges, C. B. 467, 603, 606
Bridgewater-Verhandlungen
297
Brongniart, A. 300
Bronn, H. G. 311
Bronowski, J. 33
Brown, R. 525
Brücke, E. 526, 535
Brunfels, O. 125
Bryonia 601
Buch, L. von 328
Büchner, L. 93
Buffon, G. L. 34, 46, 81, 83,
99, 155, 252, 328, 449
– über Arten 209–212
– und Biogeographie 352,
696
– und Evolution 263–268
– und Klassifikation
144–146, 691
– und Tiere Nordamerikas
230
Bumpus, H. C. 471
Burkhardt, R. W. 276
Burnet, T. 250, 653
Bütschli, O. 534
Butterfield, H. 10
- Cain, A. J. 139, 160, 179
Camerarius, J. 528
Camp, W. H. 223
Campbell, B. 53, 480
Candolle, A. de 163, 211, 354,
387
Carlquist, S. 495
Carothers, E. 613
Carr, E. H. 64
Carson, H. L. 485, 487, 669
Cartesianismus, s. Kartesianis-
mus
Cassirer, E. 16, 62
Castle, W. E. 558, 627, 708
Causae finalis 40
Cesalpino 128–130, 690
Chalicotherier 368
Chambers, R. 304–307
Chamisso, A. von 164
Chargaff, E. 654
Chauvinismus 13
Chelidonium 592
Chemie der Polymeren 652
Chetverikov, S. S. 198,
446–449, 632

- Chiasma 611, 612
 Christentum, Einfluß 76–78, 245–247
 Chromatin 540, 645, 648
 Chromomere 635
 Chromosomen 485, 539–541
 –, Eukaryonten 462, 619
 –, Kontinuität 598
 –, Riesen 635
 Chromosomen in der Taxonomie 223
 Chromosomenbänder 619
 Chromosomeninversionen 461
 Chromosomenkarte 612
 Chromosomenmutationen 613, 636
 Chromosomenneuanordnungen 636
 Chromosomenrekombination 432, 521
 Chromosomentheorie 597, 614–618
 Churchill, F. B. 530, 550, 609
 Cirripedia 169, 336
 Cistron 642–643
 Cleland, R. E. 595
 Clifford, G. 144
 Cloud, P. 345, 495
 Cody, M. L. 363
 Coelenterata 196
 Coleman, W. 290, 531
 Collingwood, R. G. 25
 Coluzzi, M. 461
 Condillac, E. 269, 282
 Condorcet 88, 258, 395
 Conklin, E. G. 623
 „Contamination Theory“ 627
 „Copy-choice“-Theorie 613
 Correns, C. 582, 584, 588, 598, 601, 610
 Creighton, H. B. 612
 Crick, F. 101, 656
 Cronquist, A. 213
 Crossing-over 603, 610–612, 637
 Cuénot, L. 370, 586, 604
 Cuvier, G. 89, 157, 161, 255, 367–369
 – und Evolutionismus 289–295
 – und Gewichtung 151
 – und Klassifikation 146–148
 Cuviers Artbegriff 207
 Cyanopica 361
 Darden, L. 586
 Darlington, C. D. 432, 554
 Dart, R. A. 499
 Darwin, C. 23, 34, 106, 159, 200, 302, 303, 314–332, 527–529, 532
 –, Entwicklung der Ansichten 327, 383, 384–385
 –, geistige Einflüsse 316–317, 701
 –, Literatur 318–319, 697–698, 701
 –, Vorläufer 280–281, 702
 Darwin auf der *Beagle* 317
 Darwin und der Artbegriff 213–216
 – und Artbildung 321–322, 327, 329
 – über Aussterben 346–347
 – und Embryologie 375
 – über die Entstehung des Lebens 468
 – über Fossilienvorkommen 344, 347
 – über geographische Verbreitung 355–358
 – und indirekte Vererbung 552–556
 – über Isolation 329, 330, 698
 – und Klassifikation 168–171
 – und Malthus 383, 388, 393–394
 – und Mendel 580
 – und Merkmalsgewichtung 170, 180
 – und die Pangenese-Theorie 537, 555
 – und Religion 320–321, 698
 – über „sports“ 591
 – und die Variation 546–550, 591
 – und Varietät 231
 – und Vererbung 621–622
 Darwin, E. 270, 424
 Darwinismus 95–96, 409
 –, Bedeutung 404–405
 –, Gegner 409–421
 –, Sozial 308, 420
 Darwins Gesundheit 318
 – Gradualismus 405
 – fünf Theorien 404–405
 – Übergang zum Evolutionismus 325–326
 Darwinsche Revolution 95
 –, Datierung 701
 –, Wirkung 401–404
Datura 607
 Daubenton, L. 268, 367
 Davenport, C. B. 631
 Debatte Geoffroy-Cuvier 700
 Definition und Beweis 37
 „Degradation“ 391
 Deismus 88, 257, 296, 305
 Delbrück, M. 46, 57, 510, 641, 654, 657–658
 Demerec, M. 638
 Demokrit 71, 241
 Derham, W. 387
 Descartes, R. 22, 33, 80–81, 246, 695
 Determinanten 562
 Determinismus, genetischer 481
 Deutschland 90, 269–270, 308–312, 430
 Dewey, J. 401
 dialektischer Materialismus 8
 Diamond, J. M. 110, 363
Dianthus 516
 Dichotomie, logische (s. logische Zweiteilung)
 Diderot, D. 268–269
 Differenzierung 561
 Dijksterhuis, E. J. 246, 250
 Dinosaurier 498
 Dioskurides 119, 125
 disjunkte Arten 355
 Disjunktionen 361
 diskontinuierlicher Prozeß 407
 Diskontinuität 437
 DNA 101, 648, 652–653, 669
 –, Arten 464–465
 –, Hybridisation 190
 –, Menge 465
 –, repetitive 465
 DNA-Struktur, Entdeckung 656–657
 Dobzhansky, T. 219, 220, 446, 447, 456, 461, 472, 637, 704
 Dohrn, A. 491
 Dollo, L. 490, 493
 Domestikation 549, 554
 Dominanz 521, 572, 588
 Doppelhelix 655–659
 Driesch, H. 96
Drosophila 225, 226, 603
 Dumas, J. B. 531
 Dunn, E. R. 449
 Dunn, L. C. 506, 582
 Dzierzon, J. 530
 East, E. M. 631
 Egalitarianismus 420

- Ehrenberg, C. G. 113, 386, 426
 Ehrman, L. 477
Eidos 9, 32, 73, 205, 510
 Eigen, M. 42
 Eimer, T. 425
 Einheit des Plans 370
 „Einheit des Typs“ 268, 494
 Einzigartigkeit 38, 45, 48, 59, 110, 390, 507, 677
 Eiseley, L. C. 391
 Eiszeit 354, 357
 Eldredge, N. 496
 Elektrophorese 190, 463, 476
 –, Methode 705
 „Embranchements“ 146, 151, 290, 369, 378
 Embryologie, vergleichende 96, 173, 379
 – und Evolution 375–381
 Emergenz 49, 52–53, 687–688
 Empedokles 71, 241, 391
 Empirizismus 90
 Endler, J. A. 474
 England 90, 270, 295–308, 430
 „Entartung“ 391
 Entdeckungen 15, 20, 195, 668
 Entstehungstheorien ohne Evolution 240–272, 511
 Entwicklung 105–106, 308–309
 Entwicklungsmechanik 96, 373
 Entwicklungssystem, Homöostase des 375
 Enzymgene 190
 Enzymtheorie der Differenzierung 563
 Epigenese 87, 517
 Epikureer 75, 510
 Epistase 632
 Erbeinheiten 707
 Erbgut 474
 Erbkrankheiten 659
 Erde, Alter 251, 252, 341
 Esper, E. J. C. 231
 Essentialismus 32, 72, 129, 153, 200, 208, 242–243, 246, 259, 290, 310, 325, 366, 391, 415, 475, 512
 – kontra Populationsdenken 38–39
 essentialistischer Artbegriff 209, 218
 Ethik 28, 350
 Ethologie 98
 Eugenik 501–502
 Eukaryonten-Chromosomen 642
 Evolution 37, 239–504
 –, allmähliche 276
 –, Beweise 288, 341–352
 –, Definition 319
 –, Molekulartheorie 469–470
 –, nicht-Darwinsche 421–426, 477
 –, „Random-Walk“ 417, 477
 –, Vorläufer 261, 303
 –, Widerstand 313
 Evolution als Tatsache 503
 – nach Gesetzen 403
 – des Menschen 280–281, 499–502
 Evolutionismus 89, 95, 245, 334
 Evolutionsbiologie 58, 63
 Evolutionsgeschwindigkeiten 490
 Evolutionsideen, vor Darwin 696–697
 Evolutionsraten 346, 490
 Evolutionstheorien 287
 Evolutionstrends 425, 429, 489
 evolutive Neuheiten 491
 Exklusionsprinzip 99
 Experiment als wissenschaftliche Methode 25, 79, 418, 683
 F₁-Merkmale 516
 falsche Alternativen 675
 Falsifikation 22, 420
 Familie 158
 Fasern 524
 Faunen 352, 362, 426
 Faunistische Elemente 362
 Feedback, s. Rückkoppelung
 fehlende Verbindungsglieder, s. „missing links“
 „Female choice“ 480
 Festlandverbindungen 359–361
 Feulgen-Reaktion 655
 Feyerabend, P. 684
 Fisher, R. A. 439, 445, 473, 575
 Fitness 67, 473, 481
 –, umfassende 67, 481
 Flemming, W. 534, 540, 541, 645, 648
 Focke, W. O. 580
 Fol, H. 534
 Fontenelle, B. 248, 258
 Forbes, E. 355
 Ford, E. B. 472
 Formenkreislehre 234
 Forschungsgebiete 103, 678, 681
 Forschungsstrategien 665–666
 Forschungstraditionen 69, 457
 Fortpflanzung 87
 –, uniparentale 482
 Fortpflanzungsisoliation 220
 Fortschritt 308, 703
 – und Evolution 258–261, 426–429
 – in der Wissenschaft 36, 684
 Fossilien 113, 195, 253, 298, 341
 Foucault, M. 92, 103
 Fox, W. D. 316
 Franklin, R. 656
 Frankreich 288, 431
 Freeman, K. 395
 Freie Zellbildung 526
 Friedrich II. 77
 Fruchtbarkeit 386
 Fruchtstand 149
 Fruton, J. S. 535
 Fuchs, L. 125
 Fungi 196
 Funktion, Veränderung 491
 Furchung 543
 Gaissinovitch, A. E. 586
 Galápagos-Inseln 213, 326, 357
 Galilei, G. 19, 25, 32, 79
 Galton, F. 39, 553, 556, 623, 626, 710
 Galtons Gesetz des ancestralen Erbgutes 626, 710
 Gameten 538–539
 Garrod, A. E. 461, 659
 Gärtner, C. F. von 519
 Gattung 141, 157
 Gebrauch und Nichtgebrauch 282, 283, 471, 553–554
 Geburtsreihenfolge 5, 664
 Geer, C. de 136
 Gegenbaur, C. 373, 529
 Geist 61
 gemeinsame Abstammung 95–96, 347–352, 356, 406–407
 gemeinsamer Vorfahre 168, 199, 372
 Gemmulae 537, 555

- Gen
 –, dreifache Funktion 635
 –, instabiles 638–639
 –, Johannsens Definition 590
 –, Zusammenspleissen 465
 Gen als Einheit der Selektion 473
 – als Einheit der Vererbung 590
 – als Enzym 643
 – als Informationseinheit 643–644
 – als „Matrize“ 655–656
 Genduplikation 467
generatio spontanea, s. Urzeugung
 Genetik 505–661
 –, Evolutions 442–449
 –, Literatur über Geschichte 706
 –, ökologische 444
 –, physiologische 506
 –, quantitative 632
 –, Rolle 505–506
 Genetiker, mathematisch arbeitende 446
 genetische Drift 446, 490
 – Homoeostasis 484
 – Last 476
 – Rekombination 565
 – Revolution 485, 488, 705
 – Terminologie 587
 – Umwelt 466, 476, 632
 genetischer Code 462, 660
 genetisches Material 51, 585
 – Programm 492, 505, 658
 Genkonzept 536–539, 643–644
 Genökologie 222
 Genomer-Hypothese 638
 Genotyp 589, 623
 –, Johannsens Definition 624
 –, stabiler 171
 Genotypisches Milieu 448
 Gentheorie 620–644
 Genumwandlungstheorie 613
 Genwechselwirkung 448, 466
 Genzahl 635
 Geoffroy, E. 89, 288, 369
 Geoffroyismus 288, 423, 550, 677
 geographische Variation 230
 – Verbreitung 350–352
 Geologie 274, 295, 298–302, 341
 –, Geschichte 248
 –, Rolle 251
 Geometrie 32
 Germinalselektion 432
 Geschichte 1–17, 26
 –, Entwicklung 248
 –, Ideen 17
 –, Wissenschafts 14
 Geschichte, Vergleich mit Naturwissenschaft 64
 Geschichtswerke, Arten 2–7
 Geschlecht
 –, Bedeutung 564–565
 –, Bestimmung 600–601
 Gesetze 31, 63, 115–116, 249, 296, 348, 676
 –, evolutionäre 31, 428, 489–490
 –, Natur 79
 Gesetze der Schöpfung 356
 Gesner, K. 135
 Gewichten von Merkmalen, s. Bewerten
 Ghini, L. 134
 Ghiselin, M. T. 24, 33, 38, 159, 169, 204, 216, 336, 546
 Gillispie, C. C. 298, 325, 340, 415, 419
 Gilmour, J. S. L. 191
 Gingerich, P. D. 236
 Girtanner, C. 218
 Gleichgewicht der Natur 386, 701–702
 Gleichheit 65, 66
 Gloger, C. L. 200, 231, 449, 454
 – und die Artbildung 704
 Gmelin, J. G. 352
 Godron, D. A. 520
 Godwin, W. 395
 Goethe, W. 308, 350, 366
 –, Literatur 700
 Goldschmidt, R. 303, 421, 442, 451, 590, 628, 638
 Goodfield, J. 23
 Goss, J. 520
 Gottesbeweis aufgrund der Zweckmäßigkeit 413
 Goudge, T. A. 59
 Gould, J. 326
 Gould, S. J. 428, 496
 „Grade“ 188, 494
 Gradualismus 259, 301–302, 385, 408, 436
 Grant, R. 315
 Gray, A. 409
 Gregory, W. K. 474
 Grew, N. 524, 528
 Griffith, F. 653
 Grinnell, J. 453
 Großbritannien 90, 270, 295–308, 430
 Große Stufenleiter des Lebendigen, s. *scala naturae*
 Gründerpopulation 484
 Gruppenauslese 478–479
 Gulick, J. T. 319, 445
 Haberlandt, G. 563, 643
habitus 474
 Haeckel, E. 58, 94, 99, 172, 379, 414, 428, 499, 538
 Haffer, J. 483
 Haldane, J. B. 445, 469, 472, 478, 481
 Hale, M. 388
 Haller, M. H. 87, 524
 Hamburger, V. 423
 Hamilton, W. D. 480
 Hämoglobin 464
 Hardy, G. H. 680
 Hardy-Weinberg-Gesetz 444, 669
 Harmonie in der Natur 115, 387
 Harris, H. 394, 463
 Harrison, J. 179
 Hartert, E. 233
 Hartley, D. 422
 Hartmann, M. 456
 Harvey, W. 60
 Heberer, G. 456
 Hegel, G. W. F. 8
 Hlg. Augustinus 205, 245
 Heitz, E. 635
 Helmholtz, H. L. F. von 72
 Hempel, C. G. 191
 Henking, H. 601
 Hennig, W. 36, 182, 236
 Henslow, J. S. 316
 Heraklit 71, 242
 Herbarien 133–134, 222
 Herbert, W. 215, 331, 424
 Herder, J. G. 269, 277, 565
 Herschel, J. F. W. 348, 388, 409
 Hershey, A. 654
 Hertwig, O. 534, 543, 563, 608
 Hesse, R. 363
 Heterogonie 205, 208, 247, 695
Hieracium 578, 585
 Hierarchien 54, 165, 435
 Hilts, V. L. 558
 Hippokrates 72, 242, 509
 His, W. 531, 533, 556, 628, 645

- „Historical narratives“ 59,
106, 418, 683
Historiker kontra Wissen-
schaftler 11
Historizismus 106
Hodge, J. M. S. 275, 354, 383,
389, 405, 418
Hofmeister, W. 174, 532
Hofsten, N. von 144, 353, 362
Holismus 55
Homologie 367, 369, 371
–, Definition 37, 187, 372
Hooke, R. 524
Hooker, J. D. 332, 410, 449
Hooykaas, R. 202
Hoppe-Seyler, F. 645
Hubby, J. L. 463
Hull, D. 26, 28, 38, 182, 204,
417
Humboldt, A. von 99, 353
Hume, D. 86, 297
Hutchinson, E. 363
Huxley, J. 188, 222, 238, 371,
427, 429, 455
Huxley, T. H. 53, 409, 437, 499
Hybridenzüchter 693
Hybridisation 228
Hymenopteren 530
Hypothetisch-deduktive Me-
thode 24, 418, 571, 686
- idealistische Morphologie
366–367
Iden 562
Identifikation 119
Ideologien 92–93, 666–667,
678
Idioplasma 537
Illiger, J. C. W. 218
Indeterminiertheit 35, 47–49
indirekte Vererbung 443
–, Niedergang 556–558, 632
–, Widerlegung 560–561
Individualität 38, 389, 390,
507, 547–548
Induktion 24, 423
Informationsabruf 120, 192
Informationswiedergewin-
nung 120, 192
Insekten 83, 136
Inseln 351
Instrumente 82, 682
Integron 55
„Introgression“ 228
Investition 480
Isolation
–, Fortpflanzungs 452
–, geographische 328–329,
452–454
–, Rolle 451–454
Isolationsmechanismen 219,
228, 453
- Jacob, F. 55, 103, 511
Janssens, F. A. 614
Jenkin, F. 411, 436, 593
Jevons, W. S. 128
Johannsen, W. 34, 470,
589–590, 624–625
Jordan, K. 219, 229, 453
Jukes, T. 477
Jussieu, A. L. de 156
- Käfer, flugunfähige 451
Kant, I. 62, 104, 207, 687
– und Evolution 251, 270,
297, 310
– und die Mathematik 33, 34
Kartesianismus 21, 81
Katastrophen 291, 292, 298,
483
Kategorien
–, Definition 166
–, höhere 140
–, intraspezifische 231–232
Kausalität 48
Keast, J. A. 483
Keimbahn 560
Keimplasma 543, 557, 559
–, Architektur 649–651
–, Kontinuität 707
Keimplasma und Soma 623
Keimzellen 523–544
Kellogg, V. L. 471
Kelvin, Lord 34, 341–342
Kerkut, G. A. 175, 176
Kerner, A. von M. 212, 551
Kettlewell, B. 471
Kiemenbögen 375, 381
Kimura, M. 478
King, J. L. 477
Kirby, W. 217
Kladistik 182–187
Kladogramm 184, 187
Klassen 47
Klassifikation 83
–, Abwärts 121
–, Aufwärts 152–156
–, Definition 149
–, Erkenntnistheorie 191–192
–, evolutionäre 120, 187–188
–, Funktionen 120
–, Geschichte 689
–, hierarchische 165
–, kladistische 184–187
–, pragmatische 163
–, Reorganisation 693
Klassifikation des Aristoteles
121–122
– durch Gruppieren 153–156
– der Pflanzen 125–134
– bei den Verfassern der
Kräuterbücher 125
Kleinschmidt, O. 234
Klimaregeln 472
klimatische Rasse 449,
550–551
Knight, T. A. 520
Kölliker, A. 527, 529, 563, 649
Kölreuter, J. G. 83, 209, 322,
515–518, 570
Kol'tsov, N. K. 652
Komplexität 44, 49
Konkurrenz 388
Kontinentaldrift 360–361
Konvergenz 171
Koppelung 603, 605–606, 709
Korrelation von Teilen 147,
368
Korschinsky, S. 438
Kosmologie 249
Kossel, A. 648–650
Kottler, M. J. 214, 583
Kowalewsky, A. 96, 173
Koyré, A. 5, 16, 23
Kräuterbücher 78, 125
Kristalle 676
Kryptogamen 158, 174
Kuhl 111
Kuhn, T. 5, 64, 684
Kultur 500
- Lack, D. 99, 220, 363, 479
Lamarck, J. B. 273–285, 302,
493, 696
– und die Evolution des Men-
schen 275, 281, 414
– und die Klassifikation 148,
157, 161, 212
– und die Vererbung erworbe-
ner Eigenschaften 283, 286,
550
– im Vergleich zu Darwin
285–286
Lamarcks erklärendes Modell
88–89, 278, 281–284, 387
Landbrücken 355, 356, 359,
700
Langlet, O. 454
Lankester, R. 188, 535
Laplace, S. P. de 48

- Larson, J. L. 593
Lathyrus 610
Latimeria 345
 Latreille, P. A. 140
 Laudan, L. 5, 21
 Lawrence, W. 400, 556
 Leben 43, 61, 87
 –, Eigenschaften 42–55
 –, Entstehung 467–469
 Leben im Meer 112
 Lebenszyklen 164
 Leeuwenhoek, A. van 82, 113, 256
 Lehrman, D. 98
 Leibniz, G. W. 105, 212, 258–259, 260
 Lerner, I. M. 466, 552
 Leuckart, R. 163
 Levene, P. A. 650
 Lewis, H. 483
 Lewontin, R. 463, 476, 478
 Leydig, F. 525
 l'Héritier, P. 461
 Liebig, J. von 24, 531
 Limoges, C. 271, 386, 416
 Lineare Sequenz 194
 Linnaeische Hierarchie 140, 164, 348
 Linnaeus 99, 110, 231, 350, 353, 366, 387, 691
 – über Arten 207–209, 322
 – und Evolution 271, 696
 – und die Klassifikation 83, 138–144, 160, 165, 192
 – über Variation 231, 512–513, 514
 Linnaeus-Gesellschaft, Treffen 337
 Linnaeus' sexuelles System 143–144
 Lock, R. H. 439, 588
 Locke, J. 131, 212
 Loeb, J. 61, 531, 628
 logische Zweiteilung 122, 128–129, 139, 205
 „Loi de balancement“ 365, 370
 Lorenz, K. 53, 98
 Lovejoy, A. O. 16, 243, 312, 343
 Lukrez 75, 244, 262, 523
 „Lumpers“ 193
 Luria, S. 654
 Lyell, C. 354, 396, 403, 407, 499
 – über neue Arten 322–325, 336–337, 382
 – und Schöpfungsglaube 697, 702
 – und Uniformitarianismus 299–304
 Lysenkoismus 420
 MacArthur, R. 99, 363, 680
 MacLeay, W. S. 162
 Magnol, P. 132, 155
 Maillet, B. de 248
 Mais 612
 Makroevolution 488–499
 Makrogenese 408, 443
 Makromoleküle 45, 100, 652
 Makrotaxonomie 119–201, 176
 Malpighi, M. 82, 524
 Malthus, T. R.
 – Einfluß auf Darwin 382–383, 388, 393–395
 – Einfluß auf Wallace 396
 Margulis, L. 196, 468
 Markert, C. L. 463
 Marxismus 4, 8, 394
 Massenaussterben 498
 Materialismus 105
 Mathematik 32–34, 242
 Matthew, P. 400
 Matthew, W. D. 360
 Maupertuis, P. L. M. de 261–262, 513, 517
 Maynard Smith, J. 482
 Mayr, E. 40, 56, 176–177, 187, 191, 192, 196, 211, 214, 225, 226, 229, 238, 359, 362, 421, 448, 461, 478, 483, 485, 491, 594, 699–700
 – über Arten 219–221
 McClintock, B. 612, 618, 638
 McClung, C. E. 601
 McKinney, H. L. 396
 Mechanisierung des Weltbildes 32, 250
 Mechanismus 87, 93
 Mechanisten 42, 61, 106
 Meckel, J. F. 163, 309
 Meckel-Serrès'sches Gesetz 377
 Medawar, P. 546, 665
 Medizin 30
 Meeresinseln 357
 Meiose 607–612
 „meiotic drive“ 613
 Mendel, J. 20, 312, 532, 568–581, 630, 708
 Mendels Beitrag 576–578
 – Methode 571–576
 – Resultate „zu gut“? 575–576
 – Wiederentdeckung 97, 582–585
 Mendel und Koppelung 610
 Mendelismus 586
 Mendelisten 435, 439–440, 585
 Mendelsche Genetik 588–590
 – Vererbung, verzögerte 629
 Mensch, Wertmaßstäbe 67, 350
 – und Evolution 280–281, 295, 499–502
 Menschenaffen, afrikanische 500
 Merkmale
 –, abgestufter Rang 148, 150–151
 –, apomorphe 182, 183
 –, Auswahl 130
 –, autapomorphe 183
 –, biochemische 190
 –, konstante 171
 –, konvergente 171
 –, kovariante 178
 –, mikroskopische 151
 –, nicht-morphologische 189
 –, plesiomorphe 182
 –, strukturelle 149
 –, taxonomische 149–152
 –, unabhängige Kombination 575
 Merkmalsabweichung 428
 Merkmalseinheiten 589, 617, 627, 632
 Merton, R. K. 4, 395, 679
 Merz, J. T. 4, 33
 Metamorphose 164
 Metaphern 672
 Methode
 –, experimentelle 26
 –, hypothetisch-deduktive 24–25
 –, komparative 25–27, 123
 Methode der Naturforscher 686
 – in der Wissenschaft 21–27
 Michener, C. D. 179
 Miescher, F. 101, 461, 531, 645, 646, 647
 Mikroskop 82, 112, 256, 524, 533
 Mikrotaxonomie 202–238
 Milieutheorie 431
 Miller, S. L. 469
 Milne-Edwards, H. 681

- Mimikry 419, 490, 703
 –, Bates'sche 419
 Mirsky, A. E. 465, 653–654
 Mischvererbung 412, 579, 622–623
 „Missing links“ 343
 Mitose 540, 541
 modifizierende Gene 631
 Molekularbiologie 461–470, 658
 „Molekulare Erregung“ 531
 Molekulare Grundlage der Vererbung 618
 Molekulargenetik 659
 Molekularuhr 463–464
 Moleschott, J. 94
 Monod, J. 203, 259, 414, 415
 monophyletische Taxa 183
 Montgomery, W. M. 598, 599
 Moorhead, P. S. 342
 Morgan, L. 53
 Morgan, T. H. 26, 60, 435, 439, 536, 596, 600
 Morgan und das Fliegenzim-
 mer 602
 Morison, R. 154
 Morphologie 364–375
 –, adaptive 369
 –, Arten 364
 –, Evolutions 374, 495
 –, idealistische 366–367, 374
 –, kausale 495
 –, phylogenetische 373
 Morphologie nach 1859
 372–375
 morphologische Schulen
 700–701
 Mosaikrevolution 466, 493, 500
Moule intérieure 46, 266, 510
 Muller, H. J. 443, 603, 612, 635, 638, 639–641
 Müller, F. 379
 Müller, J. 92
 Müllersche Mimikry 419
 multiple Bahnen 474, 494, 503
 Museen, Geschichte 689
 Mutagene, chemische
 640–641
 Mutation 46, 440, 594–595, 602
 –, Chromosomen 641
 –, induzierte 639, 641
 –, Mehrdeutigkeit des Aus-
 drucks 595
 –, Rück 443
 Mutationismus 438–441
 Mutationsdruck 443
 Nägeli, C. 94, 425, 537–538, 578, 579, 680
 Naturalienkabinett 111
 Naturforscher kontra Experi-
 mentalisten 434–441
 Naturgeschichte 116, 253, 317
 –, evolutionäre 450
 natürliche Auslese 41, 47, 408, 470–482
 –, Definition 393
 –, Nachweis 390, 419
 –, probabilistische 472–473
 –, schöpferische Kraft 416
 –, Theorie 382–421
 –, Vorläufer 399–401
 –, Widerstand 409–421, 470
 Natürliches System 159–167, 348
 Naturphilosophie 90, 106, 162, 308, 366, 370, 414, 526
 Naturtheologie 75, 76, 85–86, 90, 115, 117, 159, 217, 278, 296, 297, 392, 404, 413, 677, 697
 Naturwissenschaftliche Revo-
 lution s. wissenschaftliche
 Revolution
 Naudin, C. 400, 519, 532, 557
 Neanderthaler 499
 Neo-Darwinismus 431–433, 559
 Neo-Lamarckismus 422–423, 431, 433, 445
 Neotenie 428
 Neptunismus 252
 neue Systematik 97, 221–224
 Neutralität, selektive 477
 Newton, A. 338, 410
 Newton, I. 79
 Newtonsches Weltbild 308
Nicotiana 515, 518
 Niggli, P. 202
 Nilsson-Ehle, H. 631
 Nirenberg, M. 101
 Nisbet, R. A. 258
 Nischenunterschiede 221
 Nominalismus 77, 212, 246, 687, 695
 Nomogenese 425
 „Non-disjunction“ 606
 Nordenskiöld, E. 440, 686
 Norton, H. T. J. 444
*Notizbücher über Transmuta-
 tion* 382
 Notwendigkeit 71
 Nuklein 543, 646
 Nukleinsäure 650–658
 Nukleus 525
 –, Rolle 533
 –, Teilung 539
 Nuttall, G. H. F. 190, 461
Oenothera 217, 439, 583, 585, 594–595
 Ohno, S. 467
 Oken, L. 309, 366
 Ökologie 99, 363
 – vor Lyell 698
 Ökospezies 222
 Ökotyp 222, 449, 551
 Olby, R. C. 573
 Oliver, C. P. 637
 Omega-Prinzip 425
 Ontogenese 428
 Oparin, A. I. 469
 „operationale taxonomische
 Einheiten“ 179
 Optimierung 474
 Organisation 44, 53–55
 organische Vielfalt, s. Vielfalt
 „Organizismus“ 55
Origin of Species, Veröffentli-
 chung 338
 Orthogenese 41, 425, 703
 Orthoselektion 426
 Orwell, G. 66
 Ospovat, D. 380, 383
 OTU 179
 Owen, Richard 366, 371, 410
 Owen, Robert 66
 Paläobotanik 114
 Paläontologie 699
 Paley, W. 297, 386
 Pallas, P. S. 168, 231, 328, 449
 Pangen 567
 Pangenese 509, 555–556, 558
 Pantin, C. F. A. 27
Papaver 582
 Paracelsus 82
 Parallelpfade 49 (s. auch mul-
 tiple Bahnen)
Paramecium 217
 parapatrische Verbreitung
 220, 234, 330
 paraphyletische Taxa 188
 Parasiten 112
 Paris 88
 Parthenogenese 482, 530
 Passmore, J. A. 1, 8
 Pasteur, L. 468, 681
 Pattee, H. H. 54, 435

- Pauling, L. 656
 Pauly, A. 423
 Pearson, K. 626
Peloria 208, 593
 Perioden in der Genetik 586
 – in der Geschichte der Biologie 102–104
 Perna, F. A. 217
Peromyscus 449
 Petit, C. 477
 Pflanzenzüchter 520–522
 „Phagen-Gruppe“ 653
 Phänetik, numerische 178–181
 Phänon 203, 693
 Phänotypus 589, 623, 624
Phaseolus 585, 625, 630
 Phillips, J. 558
 Philosophen 71, 104–105, 191, 240, 390, 413, 441, 508, 687–688
 Philosophie 11, 18, 27, 64, 72, 200, 297
Phylloscopus 214, 225
 Phylogenese 173, 174, 186, 428, 495
 phylogenetische Forschung 492, 692
 – Systematik, s. Kladistik
 Phylogenien 172
 Phylogramm 187, 192
 Physikalisten 4, 93, 533, 534
 Physikotheologie, s. Naturtheologie
 Physiologie 93–94, 105, 200, 364
Pipilo 225, 228
Pisum 570
Pithecanthropus 499
 Pittendrigh, C. S. 40
 Plasmon 628
 Plate, L. 426, 513, 561
 Platon 32, 72, 128, 242–243
 Plattentektonik 360
 Pleiotropie 448, 632
Plesiadapis 236
 Polydaktylie 514
 Polygenie 632
 Polymorphismus 445
 Polyploidie 223, 442, 485
 Polytheismus 70
 polythetische Taxa 152
 Popper, K. 22, 51, 679
 Populationen 45
 –, peripher isolierte 669
 Populationsdenken 38–39, 97, 390, 392, 394, 450
 Populationsgenetik 34, 444–449, 461
 Populationsgröße 486
 „Populationskäfige“ 461
 Populationssystematik 198, 449
 Positionseffekt 636–638
 positive Hemmungen 398
 Poulton, E. B. 219, 441, 453
 Präadaptation 370, 494
 Präexistenz 517
 Präformationstheorie 87, 517
 Präkambrium 345
 Prä-Linnaeische Zoologen 134–138
 Prévost, J. L. 531
 Prichard, J. C. 400, 550, 556, 592
 Princeton-Symposium 456
 Pringsheim, N. 532
 Prinzip des abgestuften Ranges der Merkmale 368
 – der Korrelation von Teilen 368
 – der Lagebeziehungen 369
 Probabilismen 31
 Probleme 16
 Professionalisierung 90–91
 Programm, genetisches 46, 481
 Progressionismus 298
 Prokaryonten 114, 196
Protogaea 260
 Protoplasma 102, 525
 Protozoen 113
 Provine, W. B. 444
 Pseudoallelie 637
 Psychozoa 193
 Purkinje, J. E. 529
 Pythagoras 32, 71
 Pythagoreer 242

 Qualität 45
 „Quanten-Evolution“ 446, 490
Quercus 228
 Quetelet, A. 39
 Quinarianismus 11, 162, 676

 Radiata 163, 256
 Radl, E. 80, 686
Rana pipiens 234
 „Random-Walk“-Evolution 417, 474
 Rang, in Kategorien 166–167
 Rangordnung 122, 192–193
 Ranke, L. von 8

 Rankenfüßer 164, 335, 390
 Rassenkreis 232
 Raup, D. M. 374
 Ray, J. 85, 131–132, 136, 154, 690
 – über Aussterben 277
 Rays Artdefinition 206
 Reaktionsnorm 624
 Réaumur, F. de 136, 514
 Redi, F. 83
 „Red Queen Principle“ 428
 Reduktionismus 49–52, 93–94, 490
 Reduktionsteilung 608–609
 Reflex 41
 Reformation 246
 Regenbogen, O. 75
 Regression 626
 Reich (in der Taxonomie) 196
 Reif, W. E. 489
 Reimar, H. S. 269, 308
 reine Linien 34, 470, 625
 Reisen 83, 110
 Rekapitulation 96, 173, 376, 379
 Religion 18–19
 Remak, R. 527, 529
 Remane, A. 187, 492
 Renaissance 78
 Rensch, B. 31, 200, 232–234, 371, 454
 Reparaturmechanismen 462, 642
 repetitive DNA 465
 Replikation 46
 „Reversion“ 555, 622
 Revolutionen, in der Biologie 104
Rhea 329
 Ris, H. 465
 Ritter, W. E. 55
 RNA-Farbstoffe 710
 Roberts, H. F. 592
 Robertsonsche Translokationen 614
 Robinet, J. B. 212, 260
 Roger, J. 262, 265
 Romanes, G. J. 319, 431, 561
 Romantik 308
 Romer, A. S. 492
 Rondelet, G. 135
 Röntgenstrahlen und Genetik 640
 – und Mutationen 640
 Roux, W. 60, 96, 541
 Rückkoppelungsmechanismen 44, 49

- rudimentäre Organe 553
 Russell, E. S. 370
 Rußland 431, 446
 Rutherford, E. 28
- Sachs, J. 527
 Sageret, A. 521
 Saltation 289, 436
 Sammlungen 83
Sarcode 525
 Sars, M. 164
Scala naturae 105, 161–162,
 166, 174, 243, 256, 259, 270,
 279, 290, 302, 348, 365, 377
 Schaaffhausen, H. 311
 Schelling, F. W. J. 309
 Schindewolf, O. H. 344, 421,
 442
 Schlegel, H. 232
 Schleiden, M. J. 468, 525
 Schlotheim, E. 255
 Schlüsselmerkmal 149, 493
 Schlußfolgerungen 26, 683
 Schmalhausen, I. I. 391
 Schmidt-Nielsen, K. 363
 Schneider, A. 534
 Schneirla, T. C. 98
 Scholastik 76
 Schopenhauer, A. 25
 Schopf, J. W. 345, 495
 Schöpfung 355–356
 –, kontinuierliche 403
 –, spezielle 324–325, 699
 Schöpfungsakt, spezieller
 324–325, 699
 Schöpfungsglaube 245, 272,
 401–404
 Schöpfungsplan 257, 296
 Schranken für die Ausbrei-
 tung 354, 357
 –, geographische 451, 483
 Schrödinger, E. 652
 Schultze, M. J. S. 525
 Schwann, T. 525–526
 Schwartz, J. S. 392
 „Schwarzer Kasten“ 546
 Schweber, S. 383
 Slater, P. L. 358
 Scott, W. B. 489
 Scriven, M. 48, 392
 Sebright, J. 547
 Sedgwick, A. 65, 95, 317, 413
 Seele 80–81, 243
 selbstkopierende Einheiten
 537
 Selbstlosigkeit 481
 Selektion, s. Auslese
- semantische Probleme 9
 Semidominanz 588
 Semiotik 99
 Semper, K. 99, 363
 Sepkoski, J. J. 498
 Sequenz
 –, lineare 194
 –, taxonomische 194
 Serrès, E. 377
 Seton, A. 520
 Severtsov, A. N. 428, 451
 Sexualität 482
 –, Bedeutung der 564–565
 –, Vorteil der 707
 Sexualität bei Pflanzen 517,
 528
 sexuelle Auslese 479, 480, 705
 sexueller Dimorphismus 60
 Sherrington, C. S. 41
Silene 582
 Simon, M. A. 44
 Simpson, G. G. 29, 37, 53, 118,
 177, 180, 187, 192, 193, 197,
 199, 235, 301, 359, 414, 446,
 488, 489–490, 494
 Sloan, P. R. 132
 Sloane, H. 144
 Smart, J. J. C. 31
 Smith, W. 255
 Smuts, J. C. 55
 Sneath, P. H. 179
 Snow, C. P. 63
 Sokal, R. R. 179
 Sonneborn, T. M. 217, 226,
 630
 Sozialdarwinismus 430, 481,
 703
 Soziobiologie 481
 Spallanzani, L. 531
 Spechte 492
 Spekulation 542
 Spencer, H. 307, 395, 537
 Spermatozoa 532
 Spezialisierung 137, 158
 Speziation 321–323, 450–454,
 514, 693
 –, allochronische 486
 –, Arten 483–488
 –, Definition 451, 693
 –, geographische 97, 328–332,
 334, 451 (s. auch Arten, Art-
 begriff, Artbildung)
 „Splitters“ 193
 Spottdrossel 213
 Sprache 500
 Sprengel, C. K. 83, 529
 Stadien der Mitose 541
- Stadium der Chromosomen-
 Tetraden 611
 Stadler, L. J. 638, 640–641
 Stafleu, F. A. 130, 158–159
 Stammbäume 172, 513
 Stammesentwicklung, s. Phylo-
 genese
 Stanier, R. Y. 196, 227
 Stanley, S. M. 496
 Statistik 39, 450
 –, Bevölkerungs 558
 Staudinger, H. 100, 652
 Stebbins, G. L. 428, 432, 495
 Steenstrup, J. J. 164
 Sterilität, s. Unfruchtbarkeit
 Stern, C. 581, 612
 Stevens, N. 601
 Stichprobenfehler 445
 „Stirp“ 557
 stochastische Prozesse 35, 48
 Stoiker 75
 Strasburger, E. 543, 563, 608,
 651
 Stratigraphie 255, 291
 Stresemann, E. 116, 217, 219,
 233, 450
 Stufenleiter des Lebendigen, s.
scala naturae
 „Superspezies“ 234
 Synthetische Theorie der Evo-
 lution 98, 412, 454–458
- Tabula rasa* 66
 Tandem-Evolution 342
 Tatum, E. L. 639
 Tautologie 416
 Taxa
 –, Größe 193
 –, holophyletische 182
 –, monophyletische 182
 –, paraphyletische 189
 –, polythetische 152
 Taxa der Kategorie Art 223
 Taxon 203–204, 692
 –, Definition 166
 Taxonomie 116, 155–156, 157,
 158–159, 178, 223
 –, Definition 118
 Taxonomische Merkmale 189
 – Sequenz 194
 Technische Termini 672
 Technischer Fortschritt
 682–684
 Teissier, G. 461
 Teleologie 39, 297, 414,
 424–426
 –, kosmische 41–42, 414

- Teleomatische Prozesse 40
 Teleonome Vorgänge 40, 46
Tellamed 248
 Templeton, A. R. 487
 Terborgh, J. 363
 Tetranukleotidentheorie der DNA 652
 Thales 240
 Theismus 257, 272
 Theophrastos 75, 125
 Theorie identischer Kopien 567
 Theorie-Reduktionismus 51–52
 Theorien 10, 307, 677, 682
 Thiselton-Dyer, W. T. 410
 Thoday, J. M. 569
 Thomisten 32, 76
 Thompson, d'Arcy 373
 Thompson, J. von 164
 Thomson, W. (Lord Kelvin) 34, 341–342
 Thorpe, W. H. 226
 Thuret, G. 532
 Tiertaxonomie 134–138
 Tierzüchter 389, 390
 Timofeef-Ressovsky, N. W. 448, 641
 Tinbergen, N. 98
 Tournefort, J. P. de 132, 140, 150
Toxopneustes 534
 „Transformationsprinzip“ 653
 Transmissionsgenetik 506, 540, 603, 633, 658
 Treffertheorie der Mutation 641
 Trembley, A. 161, 540, 691
Trichoplax 114
 Trilobiten 404
 trinomiale Bezeichnung 232
 Trisomie 607
 Tristram, H. P. 338, 410
 Trivers, Robert 480
 Tschermak, E. 582, 584–585
 Turesson, G. 222, 449
 Turner, J. R. 491
 Turner, W. 135
 Typ, morphologischer 496
 Typologisches Denken, s. Essentialismus
 Typusbegriff 369
 „umfassende Fitness“ (inclusive fitness) 67, 481
 Umwelt 422
 –, direkter Einfluß 552
 –, Induktion 284
 Umweltphysiologie 200
 Unendlichkeit 250
 Unfruchtbarkeit 210, 266, 515–516
 Unger, F. 311–312, 569
 Uniformitarianismus 299–303
 uniparentale Fortpflanzung 227
 Universitäten 77
 unterbrochene Gleichgewichte 496
 Ursachen 73, 250
 –, mittelbare und unmittelbare 56
 Ursprung des Lebens 407, 705
 Ursprung der Welt 74
 Urzeugung 208, 246, 256, 262, 279, 292, 306, 468, 511
 Vallisnieri, A. 150
 Valen, L. van 221, 428, 498
 Variabilität 45
 Variation 437, 505–661
 –, diskontinuierliche 436, 437, 587, 592
 –, geographische 230, 454
 –, individuelle 436, 512, 546, 591–592
 –, klimatische 454
 –, kontinuierliche 445, 547, 591, 626, 631–632
 –, nützliche 393
 –, Ursachen 545–548
 –, Ursprung neuer 591–595
 –, verborgene 464
 Variation und Darwin 545–549
 – aufgrund von Zufall 548–549
 Variegation 789, 800
 Varietät 231, 512–513
 Verbreitung 354, 356
 Verbreitungsmuster 357, 359, 360, 699
 Vereinigte Staaten 430
 Vererbung 505–661
 –, chemische Grundlage 645–659
 –, falsche Vorstellungen 507–508
 –, indirekte 550–558
 –, korpuskulare 597
 –, materielle Basis 536
 –, Misch 412, 621–623
 –, molekulare Grundlage 618
 –, multifaktorielle 631
 –, partikuläre 576, 623
 Vererbung erworbener Merkmale 283, 308, 509, 550, 555–556, 625, 633, 661
 Verfasser der Kräuterbücher 690
 vergleichende Methode 25–27, 73, 84
 Verhalten 40, 98, 492
 Verlot, B. 707
 Veröffentlichung
 –, Form 669–670
 –, wissenschaftliche 91–92
 Verpflanzung 551
 Verwandtschaftsauslese 481
 verzögerte Mendelsche Vererbung 629
 Vesalius, A. 79, 364
Vestiges 304–307
 Vico, G. 34, 248
 Vicq-d'Azyr 367
 Vielfalt 109, 197, 238, 434, 498
 –, Entdeckung 82–84
 –, Entstehung 95
 –, Geschichte 688–689
 vikariierende Biogeographie 362
 Virchow, R. 527, 556
Vis viva 42
 Vitalismus 43, 49, 80, 87, 93, 107, 677
 Vögel 234
 Vogt, K. 93
 vollkommene Fülle (plenitudo) 254, 259
 Voreingenommenheit 8, 12–13
 Vorhersage 31, 47, 392, 687
 Vorstellungen 15, 21, 36
 Vorstellungen in der Biologie 62–63
 Vorzimmer, P. 412, 546, 553, 554
 Vries, H. de 97, 438, 451, 537, 555, 563, 566–567, 582, 589, 591, 605, 620, 638, 649
 Vries' de, Artbegriff 566
 Vries' de, Beitrag 583–584
 Vries' de, Reduktionismus 566
 Vries de, und Mutation 594
 Vulkanismus 252
 Waagen, W. 594
 Wagner, M. 451
 Waldeyer, W. 540

- Wallace, A. C. 217, 333–334, 358, 408, 419, 453, 471, 479, 499, 699
 – über Artbildung 334
 – über Biogeographie 358
 – über den Menschen 398
 – und natürliche Auslese 395–399
 Wallace-Linie 359
 Wallaces Brief 337
 Warum-Fragen 6, 60, 73, 418, 435, 459
 Watson, J. D. 101, 656
 Weber-Linie 359
 wechselseitige Kreuzbarkeit 211
 Wechselwirkungen, Studium 502
 Wegener, A. 360
 Weidenreich, F. 441, 493
 Weinberg, W. 680
 Weismann, A. 35, 60, 97, 410, 414, 431, 452, 543, 559–565, 592, 599, 608
 Weismann über Evolution 432
 Weismanns Beitrag 565
 – Vererbungstheorie 559–563
 Weißäugigkeit 602–603
 Weisskopf, V. 28
 Weizsäcker, C. F. von 28
 Weldon, W. F. R. 626
 Werner, B. 695
 Wettstein, F. von 212, 628
 Whewell, W. 299, 348
 „Whiggische“ Auslegung der Geschichte 10
 Whiston, W. 250
 White, L. 76
 White, M. J. D. 225, 350, 677
 Whitehead, A. N. 32
 Whitman, C. O. 703
 Wigand, A. 527
 Wiley, E. O. 236
 Wilkins, M. 656
 Willdenow, C. L. 353
 Williams, G. C. 479, 482
 Williams, M. B. 392
 Willughby, F. 136
 Wilson, E. B. 27, 415, 527, 544, 597, 598, 648, 651
 Wilson, E. O. 363, 680
 Windungen (bei Schneckengehäusen) 629
 Winkler, H. 628
 Winsor, M. P. 163, 173, 699
 Wissenschaft
 –, Einfluß 64–65
 –, Emanzipation 12
 –, Methode 21–27
 –, Philosophie 5
 –, Pluralität 28
 –, Wesen 18–27
 Wissenschaft der Arten 238
 – und Religion 686
 – der Wissenschaft 662–685
 wissenschaftliche Revolution 102, 117, 684, 702–703
 Woese, C. R. 114
 Wolff, C. F. 551
 Wollaston, T. V. 38
 Woltereck, R. 624
 Wood, R. J. 389
 Woodward, J. 250
 Wright, S. 47, 417, 446, 483, 490
 Wunder 277
 Wynne-Edwards, V. C. 478
 Xenia 520, 582
 Xenophanes 114, 253–254
 Yarrell-Gesetz 554
 Young, R. M. 393
 Yule, G. U. 626
 Zacharias, E. 648
 Zeiss, C. 526
 Zeit 242
 Zeitgeist 678
 Zellkernteilung 540, 541
 Zellteilung 540
 Zelltheorie 524, 526
 „Zerlegungs“theorie 561
 Zimmer, K. G. 641
 Zimmermann, E. A. W. 353
 Zimmermann, W. 211
 Zirkle, C. 283, 387, 391, 583
 zoologische Klassifikation 134–138
 Zoophyten 161
 Zorn, J. H. 217
 Zuchtwahl, s. Auslese
 Zufall 71, 241, 262
 Zufälligkeit 48
 Zweiteilung, logische 122, 128–129, 139, 205
 Zwillingsarten (sibling species) 218, 225–226, 694
 Zygote 534
 Zytogenetik 598
 Zytologie 96, 534
 –, Chromosomen 588
 –, Literatur 706
 Zytoplasma 525, 544
 Zytoplasmische Vererbungstheorie 627–630, 710

Ernst Mayr

Evolution und die Vielfalt des Lebens

Übersetzt aus dem Englischen von K. de Sousa Ferreira
1979. 12 Abbildungen, 1 Tabelle. IX, 275 Seiten
DM 46,-. ISBN 3-540-09068-1

Inhaltsübersicht: Die Evolution lebender Systeme. – Zufall oder Planmäßigkeit: Das Paradoxon der Evolution. – Typologisches Denken kontra Populationsdenken. – Selektion und die gerichtete Evolution. – Geschlechtliche und natürliche Auslese. – Die Unterschiede zwischen kosmischer und organischer Evolution. – Umweltveränderung und Speziation. – Das Wesen der Darwinschen Revolution. – Darwin und die natürliche Auslese. – Ursache und Wirkung in der Biologie. – Teleologisch und teleonomisch: eine neue Analyse. – Die biologische Bedeutung der Art. – Verhaltensprogramme und evolutionäre Strategien.

„... Es ist ein sehr anregendes Erlebnis, die ausgereiften, ausgewogenen und fundierten Ausführungen eines Autors zu lesen, der über Jahrzehnte den Fortschritt der biologischen Evolutionstheorie mitbestimmt hat. Dieses Erlebnis wird durch die ausgezeichnete Übersetzung von Karin Ferreira sehr gefördert.“

Biologische Rundschau

„Für die Evolutionsbiologie gilt der gebürtige Bayer Prof. Ernst Mayr als einer der führenden Exponenten unserer Zeit. Die Zusammenfassung von Beiträgen aus seiner Forschungsarbeit, die weit verstreut in Fachzeitschriften rund ein halbes Jahrhundert lang den Gang der Entwicklung, gleichsam die „Evolution“ der Evolutionstheorie, ganz entscheidend beeinflusst haben, vermittelt nun einen dritten Teil zu seinem Gesamtwerk, das sich damit rundet... Als Einzelperson hat Ernst Mayr vielleicht den größten Anteil an der Entwicklung der Evolutionstheorie – der Sammelband sollte dies zum Ausdruck bringen und ihm gleichsam ein literarisches Monument dafür setzen...“

Bild der Wissenschaft

„... So hat diese Sammlung von Gedanken zum Evolutionsgeschehen im weitesten Sinne nicht nur Interesse für den Biologen, sondern auch für den Philosophen und gebildeten Laien, die hier eine hervorragende Begründung für die Sonderstellung der Biologie im Wissenschaftsbereich finden...“

Zeitschrift für angewandte Zoologie



Springer-Verlag
Berlin
Heidelberg
New York
Tokyo

Mayr, Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt

„Ein einzigartiges Buch, das nur von einem Mann wie Ernst Mayr geschrieben werden konnte, der nicht nur einer der bedeutendsten Evolutionsbiologen dieses Jahrhunderts, sondern auch ein großer Philosoph, Biologiehistoriker und außergewöhnlicher Schriftsteller ist. Kein anderes Buch erzählt so klar und kritisch die Evolution der Ideen, die zur modernen Biologie führten.“

Nobelpreisträger François Jacob

„Man kann nur ehrfurchtsvoll vor dieser germanischen Fähigkeit zur alles umfassenden Synthese stehen. . . . Die Zahl der aufgegriffenen und vorläufig beantworteten Fragen ist atemberaubend, die Menge der historischen Einzelheiten überwältigend. . . . Das Buch sollte in der Privatbibliothek jedes Biologen und Biologiestudenten, aber auch jedes Naturwissenschaftshistorikers zu finden sein. Dies ist ein außergewöhnliches, episches Werk, in dem Mayr sich einmal mehr als Meister des Details, der Interpretation und Synthese zeigt.“

D. J. Futuyama: Science